



THESE

En vue de l'obtention du

DOCTORAT DE L'UNIVERSITÉ DE TOULOUSE

Délivré par *l'Université Toulouse III - Paul Sabatier*
Discipline ou spécialité : *Énergétique et transferts*

Présentée et soutenue par *Sebastian Weitz*
Le 28 février 2012

Titre : *Modélisation de marches aléatoires diffuses et thigmotactiques en milieu hétérogène à partir d'observations individuelles : Application à l'agrégation et à la construction dans les sociétés d'insectes*

JURY

Jean-Louis Deneubourg (USE Bruxelles)
Olivier Bénichou (LPTMC Paris)
Yves Couder (Laboratoire MSC Paris)
Annick Lesne (LPTMC Paris)
Jacques Gautrais (CRCA Toulouse)
Richard Fournier (LAPLACE Toulouse)
Guy Theraulaz (CRCA Toulouse)
Jean-Pierre Bœuf (LAPLACE Toulouse, invité)

Ecole doctorale : *MEGEP*
Unité de recherche : *LAPLACE*
Directeurs de Thèse : *Richard Fournier et Guy Theraulaz*
Rapporteurs : *Jean-Louis Deneubourg et Olivier Bénichou*

Remerciements

Je remercie Richard Fournier et Stéphane Blanco pour leur supervision de ma thèse. Ils ont su trouver pendant ces trois années un bon équilibre entre des moments où ils ont orienté activement mes recherches et d'autres moments où ils m'ont fait confiance pour me laisser explorer mes propres pistes. Merci pour m'avoir aidé à garder le recul nécessaire tout au long de cette thèse et pour ne pas avoir mesuré votre temps et votre énergie lorsqu'il le fallait.

Ma thèse n'aurait pas pu avoir toute sa dimension interdisciplinaire à l'interface entre la physique et la biologie sans l'implication permanente des chercheurs biologistes du laboratoire CRCA. Cette collaboration a été pour moi une expérience scientifique et humaine très riche. Je remercie notamment Guy Theraulaz pour avoir co-dirigé mes recherches et m'avoir donné la possibilité de les présenter dans des séminaires et conférences prestigieux, ainsi que Jacques Gautrais et Christian Jost pour des collaborations toujours efficaces et agréables.

Je tiens aussi à remercier Jean-Louis Deneubourg et Olivier Bénichou, qui ont examiné mon travail, ainsi que Yves Couder, Annick Lesne, Jacques Gautrais et Jean-Pierre Bœuf pour avoir accepté de participer à mon jury de thèse.

Je remercie également Jérémi, avec qui j'ai partagé mon bureau, pour toutes nos discussions stimulantes et aussi tous les autres chercheurs, thésards, post-docs ou permanents, que j'ai côtoyé au cours de cette thèse.

Enfin, merci à ma famille pour mille choses, mais surtout, pour être là tout simplement.

Table des matières

1	Introduction	1
2	Considérations méthodologiques	11
3	Modélisation du suivi de bord	49
3.1	Introduction	49
3.2	État de l’art de la modélisation des phénomènes de déplacement en biologie .	51
3.3	Genèse du modèle de suivi de bord proposé	57
3.4	Les marches aléatoires	64
3.4.1	La marche aléatoire sans mémoire à vitesse constante	64
3.4.2	La marche aléatoire de Pearson	74
3.5	Reprise détaillée de trois modèles de la littérature	83
3.5.1	Le modèle de suivi de bord chez les blattes <i>Blattella germanica</i>	84
3.5.2	Le modèle de suivi de bord chez les fourmis <i>Messor Sancta</i>	87
3.5.3	Le modèle de chimiotaxie chez les bactéries <i>Escherichia coli</i>	91
3.6	Modèle de suivi de bord	96
3.6.1	Énoncé du modèle	96
3.6.2	Description macroscopique pour le modèle de référence	98
3.6.3	Solution stationnaire isotrope pour le modèle de référence	101
3.6.4	Longueur moyenne de suivi de bord pour le modèle de référence . . .	103
3.6.5	Interprétation biologique du modèle	108

3.6.6	Conditions aux limites	110
3.6.7	Variantes du modèle	113
3.7	Application aux exemples de la littérature : travail exploratoire	121
3.8	Application aux phénomènes d'agrégation et de construction	127
3.8.1	Protocoles expérimentaux	131
3.8.2	Résultats expérimentaux	143
3.8.3	Première étape d'inversion : La marche à l'intérieur de la zone de bord dans l'approximation de tas circulaire	152
3.8.4	Deuxième étape d'inversion : Le modèle de déplacement complet pour un seul cadavre	156
3.8.5	Troisième étape d'inversion : Généralisation du modèle de déplacement à un champ de cadavres quelconque	159
3.8.6	Bilan : Inversion et validation finale du modèle de déplacement complet pour un champ de cadavres quelconque	170
3.8.7	Modélisation du déplacement dans la phase initiale du processus d'agrégation de cadavres	178
3.8.8	Degrés de liberté du modèle de suivi de bord dans le contexte de l'agrégation de cadavres	184
4	Le processus d'agrégation de cadavres	187
4.1	Introduction	187
4.2	Article	188
4.3	Étude expérimentale du processus d'agrégation de cadavres	208
4.3.1	Conditions expérimentales	208
4.3.2	Observations expérimentales	208
4.3.3	Couplages à l'oeuvre dans le processus d'agrégation de cadavres	213
4.4	Modélisation des comportements de dépôt et de prise	214
4.4.1	Absence de mémoire et sensibilité au stimulus de perception	215
4.4.2	Inversion des dépendances des fréquences de dépôt et de prise au stimulus de perception	218

4.5	Validation du modèle d'agrégation	228
4.5.1	Résolution du modèle	228
4.5.2	Prédictions du modèle	228
4.6	Modélisation de l'interaction du processus d'agrégation avec un écoulement d'air de faible vitesse	236
4.6.1	Étude expérimentale	236
4.6.2	Calcul de l'écoulement d'air avec la méthode Boltzmann sur réseau .	245
4.6.3	Inversion de la dépendance de la fréquence de dépôt à la vitesse de l'air	256
4.6.4	Validation du modèle d'agrégation avec écoulement d'air	259
5	Conclusion et perspectives	265
A	Étude analytique des marches asymétriques conduisant à des distributions stationnaires non isotropes	271
	Bibliographie	275

Chapitre 1

Introduction

Les nids d'insectes et notamment ceux construits par les fourmis et les termites fascinent depuis longtemps les observateurs, biologistes, physiciens ou non scientifiques. Une première approche biologique de ces structures est l'approche fonctionnelle, qui cherche à comprendre l'adaptation des espèces à leur environnement et leur évolution au cours des âges (à l'échelle de temps de l'évolution de ces espèces). Une particularité des insectes sociaux est que certaines espèces vivent dans un nid qu'elles construisent elles-mêmes et c'est en grande partie grâce à ce nid qu'elles s'adaptent à l'environnement, car le nid assure le maintien d'un micro-environnement et de conditions climatiques favorables. L'approche fonctionnelle a montré que les constructions des insectes sociaux constituent des structures dynamiques dont l'organisation peut être d'une grande complexité [1, 2] et qu'elles ont des architectures très diversifiées avec des propriétés intéressantes en termes de réseaux de communication [3], de réponse aux perturbations, de ventilation et de climatisation [4, 5, 6]. Les figures 1.1, 1.2 et 1.3 présentent plusieurs exemples de nids de différentes espèces de termites et de fourmis. On peut notamment observer dans ces structures une organisation étagée, avec des chambres de formes très différentes selon les espèces (voire pour une même espèce selon les conditions extérieures), interconnectées par des tunnels et des passages reliant les étages adjacents. Ces derniers peuvent prendre la forme d'escaliers en colimaçon, qui constituent une des structures les plus complexes réalisée collectivement par des animaux vivant en société.

Il existe une deuxième approche de ces structures, qui s'intéresse aux mécanismes impliqués dans leur morphogenèse. Ce qui est étonnant est, qu'aussi imposantes que ces structures puissent être, elles sont produites par des insectes dont la taille peut parfois être de plusieurs ordres de grandeur plus petite, dont les capacités cognitives sont très limitées comparées aux nôtres et qui peuvent pour certaines d'entre elles être quasiment aveugles. L'idée que

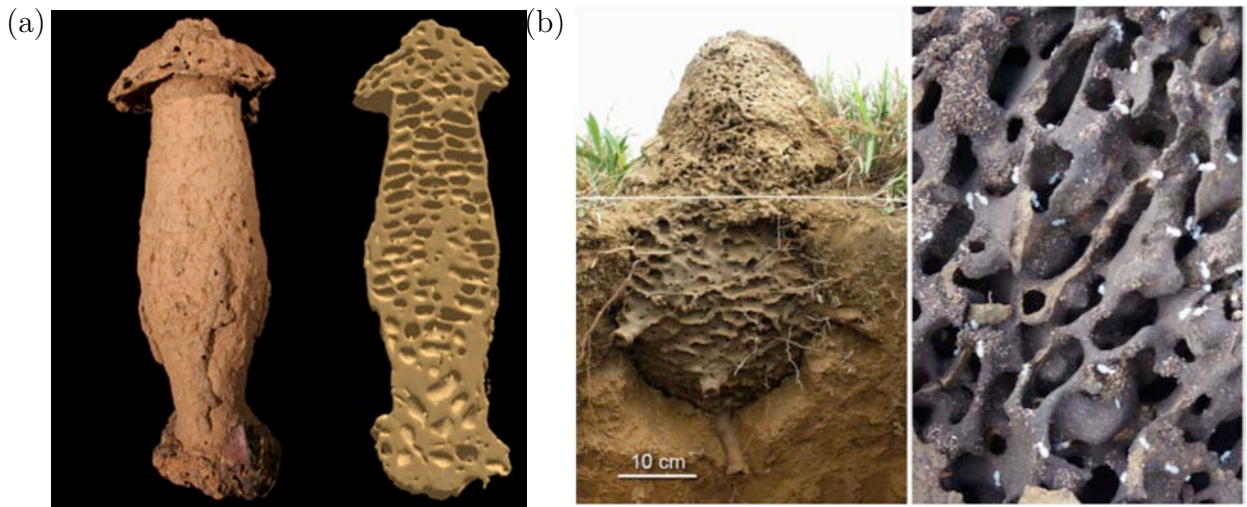


FIGURE 1.1: Nids construits par des termites (1). (a) Nid de termites *Cubitermes* (photo et coupe reconstruite par tomographie aux rayons X). On observe une organisation en plusieurs étages. (b) Nid semi-souterrain de termites *Cornitermes cumulans* (Brésil) construit à partir de particules de terre et de matériaux organiques (vue extérieure et intérieure). On peut distinguer des chambres connectées entre elles par des tunnels.

la complexité et la diversité des nids puissent émerger de la combinaison de comportements individuels simples de chaque insecte a été énoncée en 1957 par Grassé [8] et vingt ans plus tard Deneubourg [9] propose pour la première fois d'utiliser la notion de processus d'auto-organisation pour expliquer certaines étapes de la construction du nid chez les termites : selon cette idée, ces structures ne sont pas construites selon un plan préexistant ou selon les ordres d'un individu jouant le rôle d'“architecte” en cordonnant les actions de tous les autres individus mais elles émergent de l'interaction d'un grand nombre d'actes de construction simples effectués par des individus qui agissent chacun uniquement sur la base d'informations locales. Cette hypothèse a inspirée de nombreux travaux de modélisation qui ont d'abord concerné la construction de plusieurs parties emblématiques de ces structures (la chambre royale, les piliers, etc. [10, 11]). Ces travaux ont permis de reproduire des observations telles que la transformation d'un pilier en un mur ou l'adaptation des dimensions de la chambre royale à la taille de la reine en utilisant des modèles contenant des comportements individuels réalistes (mais non validés et quantifiés expérimentalement). L'identification et la modélisation des comportements individuels impliqués dans la construction à partir de données expérimentales quantitatives et leur validation par des données expérimentales au niveau de la structure produite fait l'objet d'études plus récentes [12, 13, 14, 15, 16]. Toutefois cette approche est encore peu développée et la compréhension détaillée des mécanismes

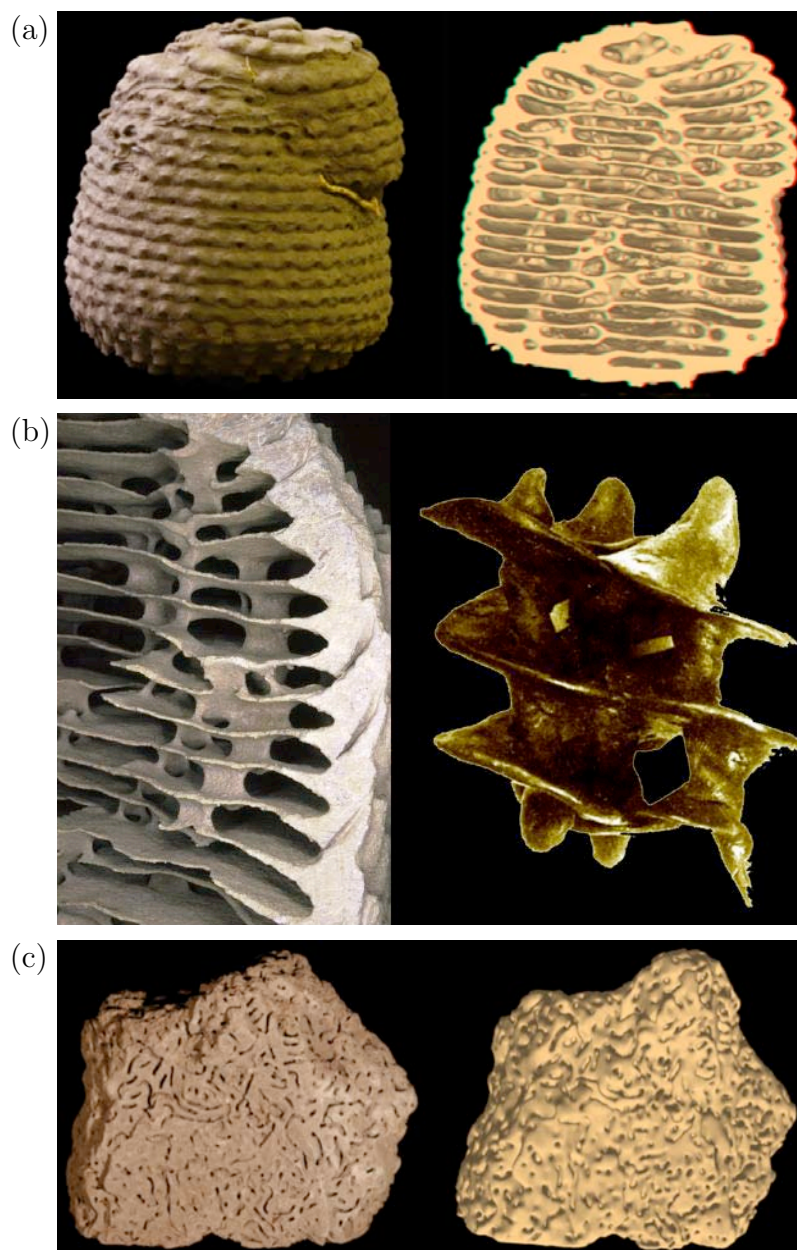


FIGURE 1.2: Nids construits par des termites (2). (a-b) Nid souterrain de termites *Apicitermes*. Ce nid comporte des structures ressemblant à un escalier en colimaçon permettant le passage entre deux niveaux. (c) Fragment de mur (souterrain) d'un nid de termites *Sphaeroterme sphaerotherax*.

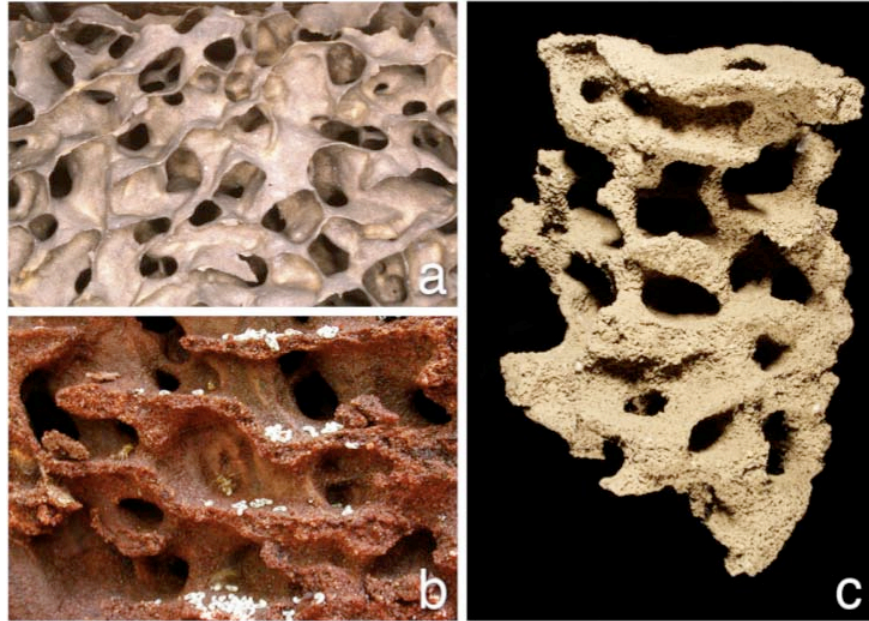


FIGURE 1.3: Nids construits par des fourmis. (a) Nid de fourmis *Lasius fuliginosus* construit en pâte de bois. (b) Nid de fourmis *Lasius pallitarsis* © Alex Wild. On distingue plusieurs étages. (c) Détail d'un nid de *Lasius niger*. Ce nid comporte des structures ressemblant aux escaliers en colimaçon des termites *Apicotermes*. Ces figures sont tirées de [7].

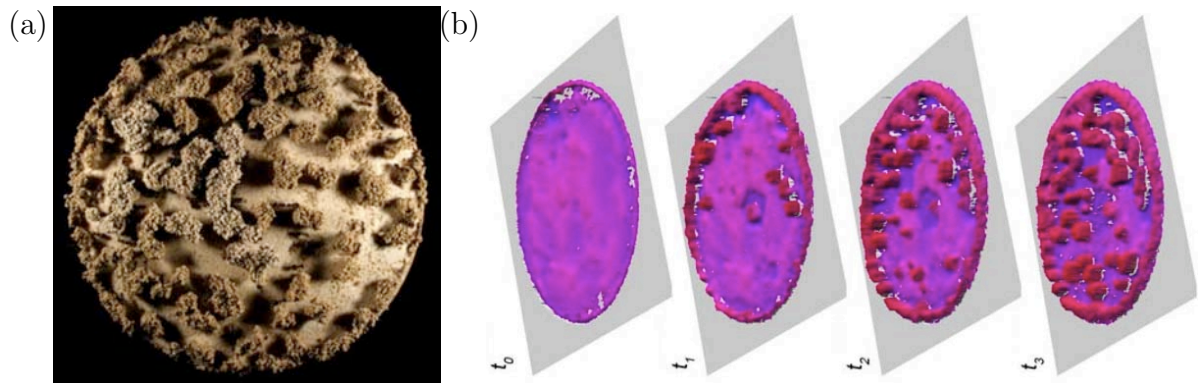


FIGURE 1.4: Structures construites en laboratoire (équipe DYNACTOM) par des fourmis *Lasius niger* dans une arène de diamètre 10 cm. (a) Photo prise au bout de deux semaines. (b) Dynamique temporelle de la croissance du nid observé à l'aide d'un scanner de surface. Ces expériences ont pour objectif d'étudier la première phase de construction du nid. On distingue d'abord l'émergence de piliers puis d'arches qui relient des piliers voisins et sont les précurseurs de plafonds et donc d'une construction à plusieurs étages.

impliqués dans la construction de nids reste aujourd’hui une question largement ouverte.

La présente thèse s’inscrit précisément dans cette problématique. Elle a bénéficié d’une collaboration entre deux groupes de recherche toulousains, l’équipe DYNACTOM au sein du laboratoire CRCA et l’équipe GREPHE au sein du laboratoire LAPLACE, le premier étant spécialisé dans l’étude des comportements collectifs dans les sociétés animales et le second étant spécialisé dans l’étude de la physique des systèmes complexes hors d’équilibre, depuis la physique des plasmas jusqu’à la thermique des transitions de phase liquide-vapeur ou la dynamique climatique des atmosphères planétaires. Malgré leurs domaines d’application initialement très distincts, ces deux équipes ont toujours partagé un intérêt commun pour l’étude détaillée des passages d’échelle, depuis l’individu dans un cas ou la particule/molécule dans l’autre, jusqu’à un système d’extension nettement supérieure ne portant plus de trace explicite des mécanismes élémentaires dont il est pourtant le résultat. Un autre point commun, plus méthodologique, est le choix de ces deux équipes d’aborder cette question non pas uniquement d’un point de vue théorique mais systématiquement en relation avec des travaux expérimentaux. Cette collaboration a été initiée à l’occasion d’un projet concernant la construction chez les termites [11]. Elle a ensuite été approfondie au travers de plusieurs études du phénomène d’agrégation de cadavres chez les fourmis *Messor Sancta* [17, 18, 19]. Ce phénomène d’agrégation particulier s’est avéré très riche et son étude a été poursuivie de manière continue jusqu’à aujourd’hui, même si elle a été parfois reléguée au second plan derrière d’autres projets communs concernant notamment le déplacement et l’agrégation de blattes ainsi que les bancs de poissons. Aujourd’hui, l’agrégation de cadavres revient au centre des préoccupations du fait de l’implication croissante de l’équipe DYNACTOM dans des études concernant la construction chez les fourmis et les termites.

Nous avons ici fait le choix d’aborder le problème de la modélisation des comportements individuels impliqués dans le processus de construction chez les insectes sociaux en identifiant quelques “grandes questions” auxquelles on se retrouve systématiquement confronté dans ce contexte et de travailler ces questions sur un terrain mieux maîtrisé, celui de l’agrégation de cadavres. Parmi ces grandes questions, il y en a d’abord deux qui sont la question de l’interaction entre le déplacement des insectes et la dynamique de la structure (principalement l’effet de la structure sur le déplacement) et la question de l’interaction entre les actes de prise et dépôt des matériaux de construction et l’environnement (notamment l’écoulement d’air, modifié par les structures produites, qui peut moduler les propensions à prendre et/ou déposer). Suivent un ensemble de questions méthodologiques en lien avec les contraintes d’une modélisation au contact de l’expérimental et pleinement inscrite dans le champ disciplinaire de l’éthologie, visant notamment à tester et enrichir les connaissances actuelles sur les boucles

sensori-motrices ou plus largement les actes comportementaux individuels impliqués dans la construction.

La première question concerne l'interaction entre le déplacement des insectes et la dynamique de la structure que ces insectes sont en train de construire. Quel est l'effet de ces interactions sur les dynamiques de construction et comment les modéliser ? D'une part, le déplacement des insectes détermine le transport du matériau de construction et agit donc sur la structure construite. D'autre part, la structure agit en retour sur les trajectoires des insectes. L'existence de cette rétroaction de la structure sur le déplacement est évidente dans le cas des nids où les constructions comportent des murs ou des piliers infranchissables mais l'effet de la structure sur le déplacement a aussi été démontrée dans le contexte de l'agrégation de cadavres, où les fourmis ont tendance à suivre les bords des tas de cadavres [18, 20] (même s'il ne s'agit pas d'obstacles infranchissables dans ce cas). Les différentes tentatives de modélisation du phénomène d'agrégation de cadavres ont de plus montré que ce phénomène de suivi de bord est de première importance : son étude est nécessaire si l'on souhaite comprendre la dynamique des tailles des structures produites en champ bi-dimensionnel [21].

La deuxième question, le couplage entre les comportements individuels et les facteurs environnementaux (courants d'air, température, humidité) est essentielle si l'on souhaite comprendre les mécanismes d'adaptation des nids aux conditions environnementales. En effet ces nids semblent disposer de systèmes passifs de ventilation et de conditionnement d'air (température, hygrométrie, concentration en CO_2 , etc. [4, 6, 1, 2]). Comment modéliser ces couplages ? Ces couplages existent aussi dans l'agrégation de cadavres où il a été montré qu'un écoulement d'air de faible vitesse modifie significativement les dynamiques d'agrégation de cadavres.

La troisième famille de questions, les questions méthodologiques, a été abordée tout au long du travail pratique sur les deux premières. Nous avons été constamment confronté à des difficultés relevant de la démarche de modélisation (impossibilité d'observer directement les comportements individuels, nombre restreint de données expérimentales disponibles pour l'inversion de ces comportements à partir d'expériences faisant intervenir plusieurs de ces comportements de façon couplée, pertinence biologique des propositions comportementales étant donné les connaissances disponibles concernant les capacités perceptives et motrices des individus, etc.). A chaque fois qu'une telle question surgissait, nous l'avons utilisé pour tenter de clarifier les fondements de notre pratique. Nous nous sommes pour cela beaucoup appuyé sur l'histoire d'une dizaine d'années de travail sur l'agrégation de cadavres en champ mono-dimensionnel (le long du bord d'une arène circulaire). Le résultat de ces réflexions est l'article constituant le Chap. 2. Le choix de le présenter au début de ce manuscrit de thèse

(bien que les réflexions sur la démarche de modélisation ne soient pas le point de départ mais plutôt le résultat du travail présenté dans les deux autres chapitres) a pour but de permettre au lecteur de percevoir l'ensemble de ces enjeux lors de sa lecture des analyses expérimentales et des propositions de modèles que nous présentons dans le cadre de l'étude du déplacement et de la construction.

Bien sûr tous les ingrédients de la construction ne sont pas présents dans l'agrégation de cadavres sur laquelle nous nous sommes concentrés. Par exemple, dans la construction, les insectes ajoutent une substance chimique aux boulettes de matériau de construction avant de les coller dans la structure. Une fois collées, ces boulettes sèchent au cours du temps ce qui les rend de plus en plus difficile à arracher. La probabilité qu'une boulette collée soit reprise par un insecte décroît alors au cours du temps. Un tel mécanisme, qui ajoute de la complexité au modèle, n'existe pas dans notre cas. C'est un choix que nous faisons de nous concentrer sur un ensemble de questions restreintes dans un cadre mieux maîtrisé, mais ce choix ne prend son sens que du fait de l'ensemble des travaux initiés en amont et en parallèle de cette thèse. Il s'agit d'une part de travaux concernant l'identification et la quantification des comportements individuels impliqués dans la première phase de la construction du nid chez la fourmi *Lasius niger* et chez le termite sud-américain *Cornitermes cumulans*, avec comme premières étapes la conception de protocoles expérimentaux permettant de reproduire le processus de construction dans des conditions contrôlées et l'exploration qualitative de règles comportementales susceptibles d'expliquer les structures construites [7]. Par exemple la Fig. 1.4 montre une structure construite par des fourmis *Lasius niger* dans le cadre d'expériences réalisées dans l'équipe DYNACTOM. D'autre part, un ensemble de travaux visent à caractériser les structures produites par les fourmis et les termites. Un premier objectif de ces travaux est la constitution d'une base de données contenant les images tri-dimensionnelles de nids de fourmis et de termites récoltés dans la nature en utilisant notamment la tomographie aux rayons X. Un deuxième objectif est de s'appuyer sur ces images pour caractériser l'architecture des nids : Dans certains cas, il est possible de décrire l'organisation spatiale des structures observées en termes d'éléments architecturaux comme des tunnels ou des chambres (notamment pour les nids du genre *Cubitermes* [3]) ce qui permet ensuite de réaliser une analyse topologique (connexions existants entre les différentes parties du nid et avec le milieu extérieur, longueur moyenne des trajets entre différentes parties du nid, etc.) et de tenter une interprétation en termes fonctionnels (par exemple l'efficacité de circulation interne ou de défense contre les prédateurs).

En revenant à notre sujet d'études, on peut noter que beaucoup d'insectes sociaux, et notamment une multitude d'espèces de fourmis, agrègent différents types d'objets : il peut par

exemple s'agir de leurs larves [22], de graines [23, 24], de fragments de feuilles [25], de grains de sable [13] ou bien de boulettes de terre comme dans les premières phases de construction. Ici nous considérons le cas particulier des fourmis *Messor Sancta* qui, en conditions naturelles, vivent dans des nids souterrains. Lorsque des fourmis meurent dans la colonie, leurs congénères les transportent en dehors du nid et regroupent les cadavres sur des tas. L'intérêt de ce phénomène dans notre contexte est la possibilité de le reproduire en laboratoire dans des conditions contrôlées (voir notamment [26, 17]). Il est alors possible de maîtriser les paramètres extérieurs influençant le processus d'agrégation (le nombre de fourmis en présence, la température, l'hygrométrie de l'air, les courants d'air, etc.). Dans les expériences réalisées par Theraulaz et coll. [17], les cadavres sont initialement disposés le long du mur d'une arène circulaire. Ensuite les fourmis accèdent à l'arène. Au cours des expériences les fourmis se déplacent dans l'arène, prenant des cadavres à certains endroits et les déposant ailleurs. Comme la fourmi *Messor Sancta* a une forte tendance à suivre les bords de l'arène (ce comportement, appelé thigmotactisme, a été étudié par Casellas et coll. [20]), toute l'expérience a lieu dans une petite bande le long du mur de l'arène. Les cadavres sont d'abord regroupés dans des zones assez nombreuses et étalées. Ces zones sont ensuite ramassées de façon plus dense et les petites zones disparaissent au profit des plus grandes. Après une dizaine d'heures on observe un petit nombre de tas très denses et stables. Nous avons déjà mentionné que cette configuration mono-dimensionnelle a été largement étudiée au sein de nos deux équipes et la raison en est que ce dispositif facilite grandement le travail de modélisation. Les difficultés posées par la compréhension des mêmes mécanismes en champ bi-dimensionnel sont clairement beaucoup plus élevées. Elles ont été largement abordées dans le cadre d'une première thèse au sein de l'équipe DYNACTOM [18] (voir aussi [19]) et nous bénéficions ici directement des données expérimentales correspondantes. Dans ces expériences les cadavres sont initialement disposés de façon aléatoire sur toute la surface de l'arène et on peut ainsi observer l'émergence de tas de cadavres loin des bords. Lorsque les expériences sont réalisées en présence d'un courant d'air de faible vitesse (trop faible pour déplacer directement les cadavres), ces tas sont allongés dans la direction du courant et se déplacent dans le sens de celui-ci.

Comme nous l'avons déjà mentionné, la thèse s'ouvre sur un chapitre méthodologique (Chap. 2). Ce chapitre n'a aucune dimension bibliographique exhaustive. L'état de l'art et le positionnement de notre travail sur le déplacement par rapport à la littérature la plus proche sont reportés au début du Chap. 3 présentant notre proposition de modèle du phénomène de suivi de bord, qui est de ce fait le plus long de la thèse. Dans le Chap. 4 nous nous appuyons sur les précédents chapitres pour proposer un modèle complet de l'agrégation de cadavres, dans lequel l'influence des structures sur le déplacement tient une place centrale.

Ce chapitre traite aussi de l'interaction du processus d'agrégation avec un écoulement d'air de faible vitesse. La discussion finale du Chap. 5 sera l'occasion de replacer le phénomène d'agrégation de cadavres dans la perspective plus large de l'analyse de la construction et d'esquisser les perspectives de travaux futurs. Dans la littérature concernant l'effet de structures solides sur le déplacement des insectes, et notamment le suivi de ces structures, le concept comportemental le plus communément mentionné est celui de thigmotactisme. Nous verrons très rapidement au début du Chap. 3 que ce concept, désignant un phénomène d'orientation (*taxis*) par contact tactile (*thigma*) ce qui suggère un alignement des insectes avec le bord (maintien d'un contact antennaire), est loin d'être le seul permettant d'interpréter ce type de suivi et par la suite le modèle que nous mettrons en avant, qui appartient à la famille des klinotaxies, ne conduit pas à un tel alignement. Pour autant nous maintenons le mot de thigmotactisme dans l'intitulé de notre travail de façon à faire une référence explicite aux travaux précédents.

Chapitre 2

Considérations méthodologiques

Modeling of collective animal behaviors in a cognitive perspective : a methodological framework

Sebastian Weitz^{1,2,*}, Stéphane Blanco^{1,2}, Richard Fournier^{1,2}, Jacques Gautrais^{3,4}, Christian Jost^{3,4}
and Guy Theraulaz^{3,4}

¹ Laboratoire Plasma et Conversion d’Energie, UMR-CNRS 5213, Université Paul Sabatier, Bât 3R1,
118 Route de Narbonne, F-31062 Toulouse cedex 9, France

² CNRS, Laboratoire Plasma et Conversion d’Energie, F-31062 Toulouse cedex 9, France

³ Centre de Recherches sur la Cognition Animale, UMR-CNRS 5169, Université Paul Sabatier, Bât
4R3, 118 Route de Narbonne, F-31062 Toulouse cedex 9, France

⁴ CNRS, Centre de Recherches sur la Cognition Animale, F-31062 Toulouse cedex 9, France

* Corresponding author: weitz@laplace.univ-tlse.fr

1 Introduction

Collective animal behaviors have generated an increasing number of studies over the past decade [1–3]. These phenomena can be observed at all living scales, from bacteria colonies [4] to bird flocks [5], fish schools [6, 7], insect societies [8, 9] or herds of gregarious vertebrates [10, 11]. These collective behaviors are typically governed by self-organized processes resulting from many direct or stigmergic interactions between individuals and they generally lead to the formation of dynamical patterns whose temporal and spatial characteristic lengths are much larger than the typical range of interactions [12–14]. Understanding how interactions between individuals control collective behaviors is a challenging problem for a growing research community in biology and statistical physics [15]. Indeed this is a required condition to establish a continuous causal link from studies dealing with the neurophysiological or cognitive basis of individual behavior and studies dealing with collective behaviors in which these neuronal or cognitive processes are involved (e.g. [16, 17]). Moreover, understanding interactions allows the prediction of collective behaviors in different conditions and the identification of key variables, thus opening the way to the control of collective behaviors [18].

Addressing these interactions starts with the enunciation of presumed sets of behavioral rules that are inspired by and confronted to experimental observations. These sets of rules that define the suggested behavioral model are most commonly of statistical nature: Individual behavioral mechanisms are char-

acterized by the individual's probabilities to perform a given action (e.g. changing its own direction of motion in a given time interval) or their probabilities to undergo a transition from a state A to a state B [19–21], many of them depending on external stimuli (e.g. information about conspecifics and environment). In methodological terms, a very demanding task is that of maintaining as sharp a distinction as possible between the behavioral model, enunciated as a given combination of biological concepts, and its formal translation that may not be unique as it depends on the retained set of quantitative state variables and involves adjustable functional dependences for each statistical response to stimuli. Only when this distinction is made can the model be criticized for its biological pertinence and the formal translation for its rigor. In this sense, establishing that the model is compatible with the corpus of knowledge in neurosciences, animal cognition and behavior and with available observational data is one issue; using observational data to adjust the functional dependences is quite a different one, although both issues are commonly addressed using the very same statistical techniques as far as observational data are concerned.

Historically, the second issue was left aside in a first approach to the understanding of the mechanisms underlying collective phenomena. The objective was to demonstrate that the diversity and complexity of the behavioral patterns observed in swarms, flocks, schools and crowds may result from relatively simple interactions between the individuals [2, 22, 23]. It was therefore sufficient to enunciate biologically meaningful behavioral models and check, using numerical simulations, that these behaviors lead to the emergence of dynamical patterns qualitatively similar to the addressed ones [10, 24–26]. This first step was essential as a justification of the forthcoming long term researches toward more quantitative assessments. It has permitted, in particular, to test alternative hypotheses about the behavioral mechanisms taking part in a given collective behavior. But one of the essential conclusions was also that very different individual mechanisms may reproduce similar collective phenomena. For instance, [27] and [28] have both proposed models for the clustering of objects by ants moving at random in a two-dimensional space. In both models an unloaded ant encountering an object on its path picks it up with a probability p_p . In [27] p_p depends on the number of objects encountered during a given preceding time interval (which is a rough indication of the object density in the neighborhood), whereas in [28] unloaded ants pick up every object encountered ($p_p = 1$). Despite this important difference, [28] highlights that the clustering dynamics of both models are qualitatively the same and close to the experimental observations.

Although this first historical phase is far from being over (numerous qualitative or semi-quantitative studies are still today offering very useful conceptual contributions), an increasing number of recent

studies use quantitative approaches in which macroscopic quantities are measured at the group scale in order to characterize the collective dynamics. These measurements have permitted to carefully adjust the functional dependences so that the observed collective patterns are quantitatively reproduced [29–31]. These more detailed explorations have essentially confirmed the previous conclusions, in particular that with adequate adjustments, biologically different models at the individual scale are able to reproduce the same collective dynamics, even from a rigorously quantitative point of view.

A very strong consequence of such observations was to establish that it was biologically meaningful to think in terms of renormalization groups, universality classes and asymptotic theory for all studies concerning the dynamics of collective patterns (as was already established for macroscopic physics [32,33]). This led to numerous research efforts toward the identification of minimum behavioral models associated to some of the most challenging collective behaviors, in particular as far as fish schools and bird flocks are concerned [24,25,34]. However, in the context of theoretical biology, these efforts are only relevant to the understanding of the collective behavior itself, closing the door to the above mentioned neurophysiological and cognitive direct connections. Researchers dealing with minimum behavioral models do not claim that the considered animals actually follow minimal rules; they state that a given collective pattern dynamics is best described with a behavioral model that may serve as a reference for all analyses at the collective scale. The parameters of these reference models may then be defined as effective parameters that are related to neuronal and cognition details. But how they are related is not an issue : two distinct sets of individual behavioral rules leading to the same effective parameters are indeed the very same model at the collective scale. From this point of view, the fact that we observe it to be impossible to discriminate between them by collective measurements is a methodological validation and nothing like a practical difficulty.

Researchers equally involved in the understanding of collective dynamics in animals may as well conclude from the same facts that further observational data are required as soon as they are interested in the analysis of individual behaviors at the level of details of neuronal and cognitive processes for a particular species in a given (ecological) context. However, choosing an adequate experimental protocol to decipher between alternative models often proves to be a very difficult task. For instance, a model of the formation of the dominance order in social wasps based on threshold reinforcement has first been experimentally verified from dominance behaviors measured at the individual scale [35,36]. However, some years later, the same authors questioned the occurrence of this reinforcement mechanism because

the empirical data may as well be explained by preexisting differences among individuals [37], so the available experimental data were not discriminative, even at the individual scale.

All this illustrates that we are still today at the stage of methodological reflections and regularly have to go back to quite basic questions: When attempting to identify physiologically validated components of the individual behavior, what are the respective roles of collective observational data and more specific experimental protocols in terms of model validation and function / parameter estimation? Are there criteria that can guide the design of an experimental protocol? The aim of this paper is to address these questions in the particular case where laboratory experiments can be designed providing observational data that are fully independent of the initial collective observations. This means that we leave aside the more difficult question of designing individual observation protocols based on the very same experiments (or field observations) as those allowing collective quantitative measurements. We start in Sec. 2 from a published experimental study on object clustering. Six different individual behavioral models are constructed, with rules in terms of statistical responses to the relevant stimuli, that all reproduce satisfyingly the collective patterns. It is then theoretically established that two of these models, although they are clearly distinct in terms of individual behaviors, cannot be discriminated using collective scale observational data, whatever their accuracy and amount. Section 3 then addresses the methodological questions associated to the design of additional individual-based experimental protocols, as well as the use of the corresponding data for model validation and inversion of free parameters. A sequence of methodological steps is proposed and practically illustrated using the same object clustering example as in Sec. 2 and the expected benefits are discussed in Sec. 4.

2 Identical collective pattern dynamics with distinct individual behaviors

We will tackle all methodological issues with the help of a simple example of collective animal behavior: object clustering in the ant *Messor Sancta* [38] (see Fig. 1). In this example, the objects clustered by the ants are corpses of their dead conspecifics¹. The clustering process has been shown to be self-organized [38]. The spatial structures result from complex dynamics in which the behavior of each ant is

¹Note that social insects, and in particular ants, are also known to build clusters of many other kinds of objects (e.g. brood [39], seeds [40, 41], sand pellets [42] and leaves fragments [43]).

indirectly influenced by the product of the activity of its conspecifics. One of the features of this collective phenomenon is that the behaviors can be studied under controlled laboratory conditions at two different scales, that of an individual and that of the resulting aggregates. The experiments reported in [38] were carried out in circular arenas (see Fig. 1-A). To prevent the use of external cues, the whole set-up was surrounded by white tissue, which also ensured an indirect and diffuse lighting. As the objects (the ant corpses) are initially distributed homogeneously along the arena wall and as the ants exhibit a strong tendency to follow the inner wall of the arena as a consequence of their thigmotactic behavior, the whole clustering process takes place within a small band along these walls. When the ants are given access to the arena, the colony being placed beneath the experimental arena and ants entering through the central hole, they move along the walls, pick up objects at some places and drop them elsewhere. After a few hours several small piles, regularly distributed in space, can be observed. The bigger piles grow at the expense of the smaller ones, that have completely disappeared by the end of the experiment (see Fig. 1-B). Therefore the measured mean number of piles (see Fig. 1-C and Fig. 1-D) rises first up to a peak after ca. 2h hours (about 11 and 25 piles, respectively, for the small and high object density configurations), then decreases and finally reaches a quasi-stationary number at the end of the experiment (after 50 hours, about 3 and 4-5 piles, respectively).

The purpose of a biological enquiry upon such clustering dynamics is to formulate and validate an individual behavioral model which could explain it. If we decide to start with the simplifying assumption that no significant chemical marking process involving a pheromone deposition is at work and that direct interactions between individuals (e.g. collisions) play a neglectable role, then the most conservative model for how ants move is a diffusive random walk. The two other relevant individual behaviors a model should account for are then how and when ants decide picking up and dropping objects. For the aggregation process to occur, we basically have to consider that ants will react somehow to the distribution of objects, i.e. they must be reactive to the local density of objects. We assume that this information may be summarized by $\eta = \frac{N}{S}$, where N is the number of objects in the perception area S around the ant. This stimulus will be referred to as the perceived object density. Under the assumption that no other stimulus is significant, clustering can only occur if the perceived object density favors dropping (“Dropping stimulated by η ”) or inhibits picking up (“Picking up inhibited by η ”), or both. These sensitivities are indeed required to amplify density fluctuations and compete against the homogenizing potential of the diffusive random walk.

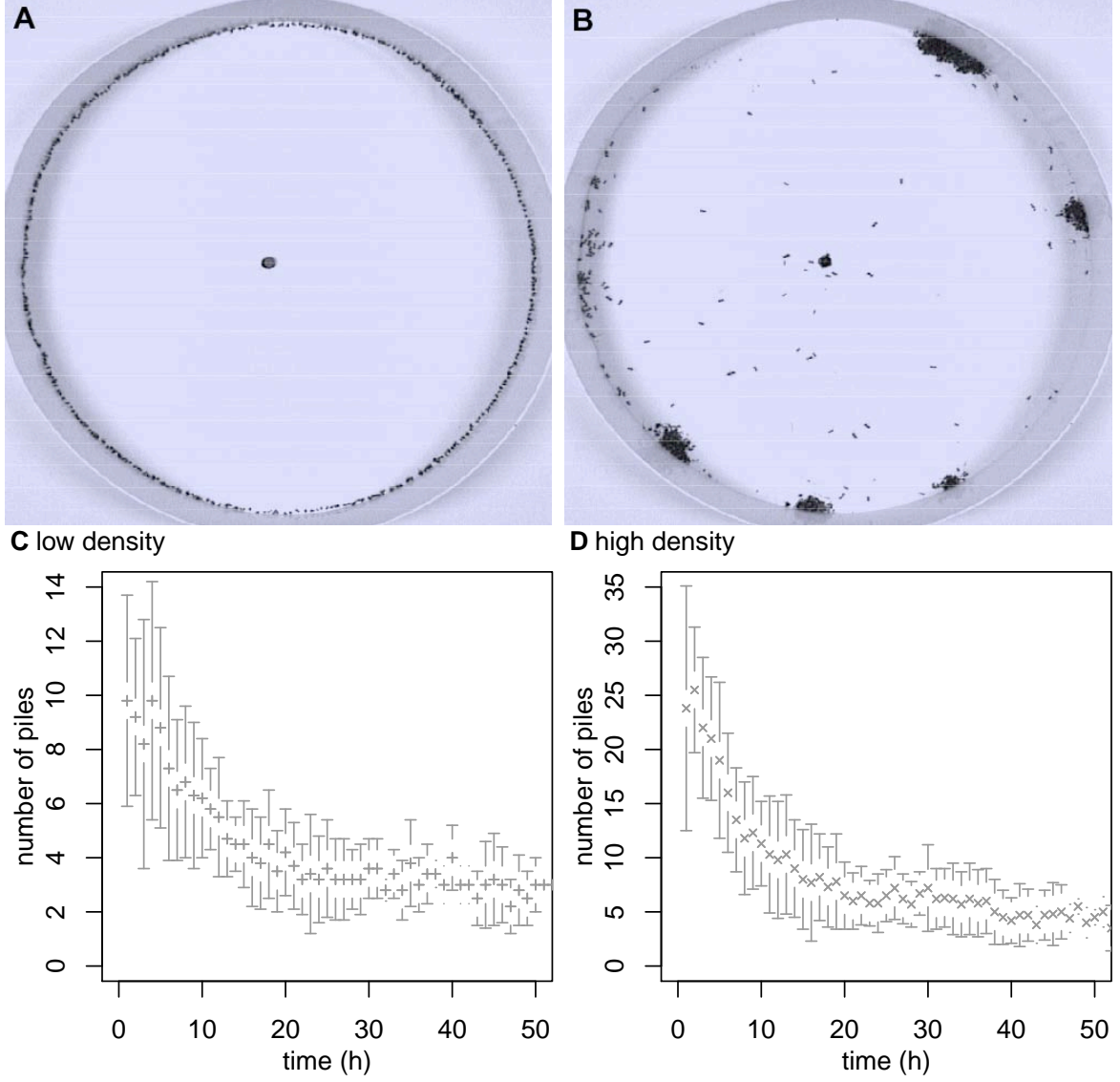


Figure 1. Clustering experiments. Objects are uniformly distributed along the border of a 50 cm diameter circular arena. Two different initial one-dimensional densities are used: 127 and 255 objects per meter. The duration of each experiment is 50 hours. Fig. A and Fig. B correspond respectively to the beginning and the end of a high density experiment. Fig. C and Fig. D display the time series of the number of piles (mean \pm s.d.) for the low and the high density experiments, respectively. Piles are defined as follows: Two neighboring objects are considered to belong to the same cluster if the distance between them is less than 1 mm. A cluster constitutes a pile if it contains at least 6 objects. In [38] another circular arena with a 25 cm diameter was also used (with the same low and high initial densities). For the purpose of the methodological illustration of Sec. 2 only the large arena is used, but the model built in Sec. 3 is compatible with all observations, including the ones in small arenas.

However, quite distinct hypothesis can still be made for questioning the biological meaning of what happens. For the purpose of a brief illustration, we will play in this section with three behavioral concepts: we will question the influence of the perceived object density, the importance of inter-individual variability, and the role of individual temporal correlation.

The influence of the perceived object density targets the shape of the stimulus-response function, namely what the ants react to. As far as corpses are concerned, Anderson [44] explicitly asked: “But what if an ant regards a group of two or more ants as a processed pile and perceives a single dead ant as something qualitatively different—perhaps as an unprocessed ant that just happened to die on that spot?”. It is generally admitted that dropping behavior is favored by the local objects density, but does it also affect the picking up behavior? In such a contextual frame, the model interpretation would be about whether there is some distinct information processing dedicated to objects perception or not. Object density could well favor local dropping simply due to mechanical constraints because it is harder to carry an object through an aggregate of objects. It is known for instance that ants can build walls of rocks by just reacting to obstacles [28] or mounds by randomly dropping their load [45], in which case there is little need for sophisticated cognitive processes. Yet, some other species display an added complexity for nest wall building, with individuals coordinating the choices of material they fetch on independent forays [46].

The inter-individual variability would refer to different activity levels among workers, which is well-known in social insects as division of labor [47,48]. Division of labor and task partitioning in social insects are often cited as major features of their ecological success as they are reputed to increase colony efficiency because specialized workers can become superior in performance for their task [49–51] although this is controversial [52]. In the context of necrophoric behavior, it can also allow the colony to keep waste-workers and waste piles away from vital resources (e.g. fungus garden) so as to reduce contamination risks [53,54]. The division of labor can stem from genetic basis [55,56] but is strongly adaptive to colony size and needs as well as to workers’ age [48,57,58] and physiological state [59]. Such differentiated objects handling activity was introduced in the model by assuming inter-individual variability, i.e. their picking up and dropping statistics depend on an activity level a that is constant in time but differs for each ant. The activity level could for instance be related to age or any kind of genetic and epigenetic factors. Inter-individual variability could play a significant role if the activity level distribution is wide enough for picking up and dropping to depart from a population with all individuals reacting the same.

Finally, individual temporal correlation refers to some kind of memory effect, i.e. the behavioral decision (e.g. dropping) is affected by the time elapsed since the last behavioral decision (e.g. picking-up). Such reference to a memory effect has been recently suggested for the necrophoric behavior in *Myrmica rubia* [60]. A memoryless behavior would not exhibit temporal correlation, i.e. the behavioral response at time t would only depend on what is perceived by the ant at that time, and this is generally assumed implicitly in behavioral models based on stimulus-response functions. Note that such a memoryless model would not exclude learning processes or individual experience for specialized individuals [61, 62] as they could still be accounted for by adapting the parameters of the stimulus-response function itself. However, since we are interested only in memory effects of the same magnitude as the time scale of the collective phenomenon, we rather chose to test a true memory effect modelled by a decreasing propensity to pick-up or drop as the time elapses: the longer the time an ant has been carrying a object, the less reactive it will be to local density, as if it would explore longer for a higher density to compensate for the increasing effort made to reach it.

Table 1 summarizes how these three behavioral components are combined to produce six different models. All the corresponding quantitative details, as well as the illustration of the functional adjustments are provided in the Appendix. The point is that all six models allow functional adjustments which make them quantitatively compatible with the available data on clustering dynamics (cf. 2), although they strongly differ in terms of cognitive implications as far as the interpretation of picking up and dropping behaviors are concerned.

At this stage, further investigations to identify the most relevant individual model would certainly start by looking for more detailed quantitative measurements on the basis of the same observed clustering dynamic. In addition to the temporal evolution of the number of piles, one may analyze the distribution of inter-aggregate distances, of aggregate sizes (number of aggregated objects), aggregate dimensions, etc., hoping that these distributions could be characterized with enough statistical accuracy to exclude some of the six models. However, one may easily think of numerous cases in which the required accuracy would be so high that no experimental protocol would allow it to be reached. It is for instance impossible, from macroscopic observations of gaseous properties, to discriminate between two molecules having different collision cross-sections if these different “interaction behaviors” lead to the same values of viscosity and conductivity. But in our illustration example this point can be made even more clearly than the way the asymptotic theory, which requires that a clear definition of the macroscopic limit is accepted, does

it: we proved indeed theoretically that it is strictly impossible to discriminate between models 3 and 5, or between models 4 and 6, whatever the amount and the accuracy of the information acquired from the observed object displacements, in particular whatever the observation scale. The extended proof is given in the Appendix, but its principle is quite simple:

- The picking up probability is the same for each individual ant in models 5 and 6, whereas it depends on the activity level in models 3 and 4, but the activity level distributions are such that the population average value of the picking up probability of model 3 equals that of model 5, and that of model 4 equals that of model 6. Each object is therefore picked up with the same temporal statistics within each model pair.
- The probability of still carrying an object decreases exponentially as function of time in model 3 and model 4, whereas it decreases non-exponentially in model 5 and model 6, but the survival curves in models 5 and 6 are such that, when the whole population is integrated, they lead to the same deposition statistics as those of models 3 and 4 respectively.
- For each object, the picking up and deposition statistics resulting of the whole population are therefore rigorously identical within each model pair, which excludes that the models be discriminated by the observation of object displacements, whatever the accuracy level.

The conclusion would be the same even if the living ants could also be followed and their behavior statistically analyzed during the clustering experiments, provided that a single ant could not be tracked long enough for its individual statistics to be characterized independently of the other ants. Otherwise the activity level distribution could indeed be observed and models could be discriminated. The crucial alternative is therefore the access or not to the details of the individual ant behavior.

3 A methodological approach for the identification of individual behavioral rules

The preceding examples were meant as an introduction to the methodological questions raised by the objective of not only modeling the collective dynamics, but also learning about the involved individual behaviors with enough details and confidence to allow fruitful contributions to cognitive and neural biological research. The literature emphasizes the fact that details of the individual behaviors are widely

Table 1. Formulation of the six different models. The table indicates, for each model, the choices made in terms of inter-individual variability, temporal correlation, and picking up/dropping dependence on perceived density η . In each model, unloaded ants are assumed to be distributed uniformly along the border of the arena and their lineic density is constant in time. As it is further assumed that objects do not overlap, the uniformity of the unloaded ant distribution implies that all objects are encountered with the same rate and the picking up behavior is entirely characterized by the probability $p(\eta)$ to pick up an encountered object as function of the perceived density η at the object location (p also depends on the activity level a , and is noted $p(\eta, a)$, when inter-individual variability is accounted for). After picking up an object, the loaded ant moves according to a one-dimensional diffusive random walk (in all six models the constant walking speed along the arena's border is $v = 1.6 \cdot 10^{-2} \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$ and the rate at which U-turns occur is $\frac{1}{\tau_U}$ with $\tau_U = 9.9 \text{ s}$). The dropping statistics is entirely characterized by the survival probability $T(t)$ (the probability that the ant carries the object longer than t) that depends on the perceived density along the path, i.e. on $\eta(t')$ at each time t' in the $[0, t]$ interval ($T(t)$ also depends on a , and is denoted $T(t, a)$, when inter-individual variability is accounted for). Inter-individual variability is characterized by the probability density function of the activity level $f(a)$. All parameter values and detailed functional dependences are provided in the Appendix.

	Inter-individual variability	Temporal correlation	Picking up inhibited by η	Dropping stimulated by η
Model 1	NO	NO	NO	YES
Model 2	NO	NO	YES	YES
Model 3	YES	NO	NO	YES
Model 4	YES	NO	YES	YES
Model 5	NO	YES	NO	YES
Model 6	NO	YES	YES	YES

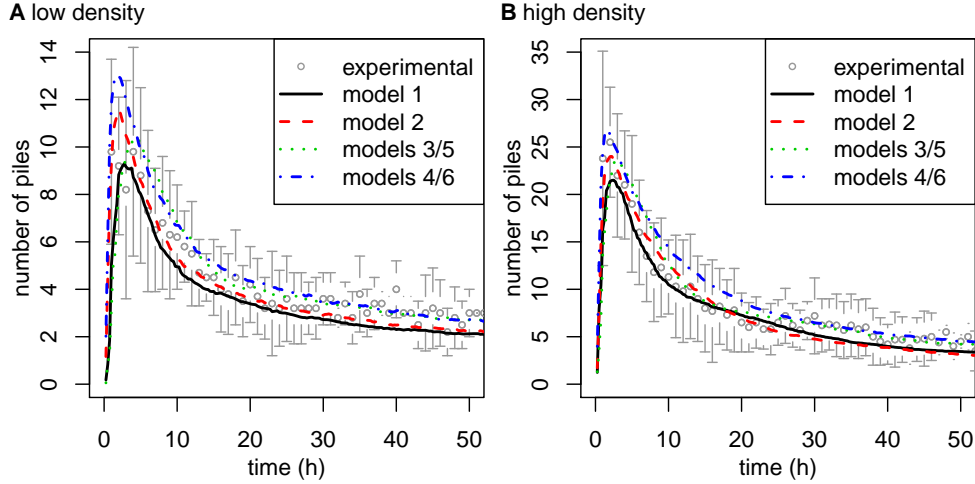


Figure 2. Clustering dynamics of the six different models. Figures A and B indicate the time series of the number of piles for models 1-6 compared to the experimental data (mean \pm s.d.) in the low and high density settings, respectively. The predictions of all the models are compatible with the experimental observations. Moreover, the predictions of model 5 are rigorously identical to those of model 3, and the predictions of model 6 are identical to those of model 4.

irrelevant to the understanding of numerous emerging collective behaviors, which legitimates that solid theoretical conclusions can be drawn without deep references to a physiological knowledge of the considered species. But the same fact translates into strong practical difficulties as soon as “details”, from a collective point of view, may correspond to such significant biological differences as with or without inter-individual variability and with or without short time memory usage. We even formally established the existence of configurations that rigorously exclude the discrimination of two different biological interpretations from observations of emerging structures, whatever the temporal and spatial observation scales: the emergence statistics can be strictly identical with two behavioral models that are very distinct in terms of cognitive implications. We therefore face the question of looking at other observables than those defined for the purpose of collective modeling, using the same available experimental data, or implementing new experimental protocols specifically designed for the purpose of individual behavior modeling.

First of all, it may be useful to note that the distinction is quite subtle. There is nothing like a pure collective scale reasoning on one side, versus pure individual scale reasoning on the other. The question still remains the understanding of the collective behavior, which means that

- we are only addressing the components of the individual behavior that impact the collective features,
- the individual model is only fully validated when it can be shown that the corresponding perceptions and actions are sufficient to reproduce the addressed collective patterns.

The only difference from a pure collective scale reasoning is that we try to add the argument that the identified individual behavior is not only sufficient to reproduce the collective dynamics, but that it is indeed at work in the considered species. There could be ways to fully distinguish individual studies from collective ones if it were established that collective modeling would systematically lead to the identification of effective parameters that would summarize the effects of a potentially wide diversity of possible individual features. Individual behavior modeling could therefore take the effective parameters as their unique basis and the question would only be to understand which one, among all possible behaviors, is responsible for the observed effective parameter value in the considered species. This would be a complete parallel with, for instance, gaseous kinetics where fluid dynamics deals, at the hydrodynamic limit (the collective scale), with the question of how effective parameters such as viscosity and conductivity impact the flow dynamics, whereas quantum molecular physics deals, separately, with the question of

how specific molecular structures and properties give rise to the observed viscosity and conductivity values. This may appear to be meaningful as far as bird flocks and fish schools are concerned, but the preceding object aggregation examples are sufficient to demonstrate that individual models that are undistinguishable at the collective scale do not systematically refer to identical effective parameters in a common collective model. A strict separation between individual and collective studies is therefore hard to maintain.

Altogether: i) we need to go further than designing a valid collective model; ii) the additionally required information may not be accessible from collective observables; iii) the collective experimental data remain the material used for the final validation of the proposed individual model. At this stage, two approaches can be retained or combined: either the same experimental protocol (or field observations) are used and new observables are defined with the objective of closely characterizing the individual properties, or independent protocols are designed. We concentrate hereafter on the design of independent protocols, which may be considered as the easier approach (when possible) in the sense that: i) there is no ambiguity associated to the fact that the same data are used both for parametric quantification of the retained individual model and for final validation in terms of emerging collective features; ii) the involved different behavioral components can be addressed separately by designing experimental protocols dedicated to the characterization of a single component. We can think for instance of separate dedicated protocols for the movement of ants, for picking up and for dropping, whereas the initial object aggregation experiments involve the three actions simultaneously. We argue hereafter that when designing these protocols, strong benefits can be expected from the effort of distinguishing the following successive methodological steps:

1. enunciation of a behavioral model (or several alternative ones);
2. model translation into fully quantitative terms involving the choice of well defined state variables and stimuli;
3. validation and parametric inversion of the behavioral components that can be characterized independently of all other components, or one by one in an adequate sequence;
4. coupled validation and parametric inversion of the remaining components;
5. confrontation of model predictions to the available collective observational data.

Model enunciation The qualitative discussion of the behavioral model is the step at which most of the cognitive reasoning takes place. The term *model* is therefore to be understood as an argued cognitive representation of the individual as far as its influence on the collective dynamics is concerned. We will come back to this point in the discussion section, in particular to the fact that experimental protocols aiming at the detailed characterization of individual behaviors are designed with the idea of validating or invalidating one or several alternative behavioral models, and that a full explicitation of such initial orientations helps clarifying the following cognitive and physiological debates. Here we only illustrate this first step with the example of [38]² in which a literature review and preliminary experimental explorations led to the following model enunciation:

- Individuals have identical behaviors (no inter-individual variability).
- Direct inter-individual interactions play no role in the object aggregation process.
- Indirect inter-individual interactions by way of pheromone deposition play no role in the object aggregation process.
- Ants are always moving, speed changes play no role in the object aggregation process and actions such as direction changes, picking up and dropping are instantaneous.
- Thigmotaxis is so strong that ants remain strictly in a narrow band close to the arena border.
- Objects never overlap.
- Objects are only perceived in the immediate vicinity of the ant, and this perception corresponds to an antenna contact and/or a visual perception, both having similar ranges (of the order of a few millimeters).
- In cognitive terms, object perception leads to the estimation of the local object density via an indirect measure of the number of objects in the perception area.
- Although object perception is very local, it could be claimed that the individual has access to more complete information concerning the object field if it kept a memory of the objects it encountered along its trajectory: the retained model states that such a memorization process is not at work and that, at each instant, the ant behavior is only influenced by local perception.

²Some of the illustrations corresponding to the work reported in [38] do not appear explicitly in the four pages format of this article, but are all extracted from the broader, partially unpublished, underlying investigations.

Quantitative translation Complete model translation into quantitative terms requires arbitrary choices to be made for state variables and stimuli that cannot be deduced as direct consequences of the model once it has been enunciated. *Arbitrary* refers here to cognitive reasoning: if there were cognitive motivations for the quantitative definition of some state variables and stimuli, they should be part of the model itself and should be enunciated and justified in the preceding step. This does not exclude motivated arguments toward the choice of a given state variable (or stimulus) rather than another meaningful one, in particular for practical reasons related to experimental observation or to any forthcoming formal derivation. Our object aggregation example provides various illustrations of the typical meanings of such required arbitrary choices. Quantitative translation of ants movement is the simplest of these illustrations: the only enunciated related properties are that ants remain close to the circular arena border, that speed changes are insignificant, and that direction changes are instantaneous, which is translated into the fact that ant locations are reduced to a lineic abscissa along the arena perimeter and that ant velocity is either clockwise or counterclockwise oriented, with a constant speed. This means in particular that the details of the thigmotactic behavior are left aside and that only its overall effects are quantified. Experimentally speaking, further detailed definitions were required in order to measure the abscissa and the orientation of each ant. A first ant location was identified using the center of the head and was projected on the perimeter; the orientation of the movement was then defined using the difference between the successive abscissa values corresponding to two successive frames, etc.; but this belongs to the measurement protocol and not to the model translation itself. More subtle but very well established is the translation of the fact that ants do not use any memorization process for the considered actions. We already mentioned the quantitative translation of this assumption in the preceding section when describing the model examples in which the assumption was made that no temporal correlation occurred. The fact that the enunciated model excludes any significant effect of memorization, combined with the assumption that direction changes, picking up and dropping are instantaneous, translates indeed into the statistical property that whatever occurs after a given time t is statistically uncorrelated to any preceding action or perception. This allows markovian formulations to be used, which leads in the present case to exponential survival probabilities such as those of Tab. 1 for the states of traveling clockwise, traveling counterclockwise and carrying an object. Practically speaking, this means that the actions of changing direction and dropping an object are fully quantitatively described by two functions of the object perception stimulus η : the direction change frequency $\nu_c(\eta)$ and the dropping frequency $\nu_d(\eta)$, or alternatively the average time before

direction change (the direction change mean free time) $\tau_c(\eta) = \frac{1}{\nu_c(\eta)}$ and the average time before dropping (the dropping mean free time) $\tau_d(\eta) = \frac{1}{\nu_d(\eta)}$. An essential point is here that no arbitrary choice was made for this translation: frequencies can be preferred to mean free times or vice versa, but the translation of a memoryless behavior with instantaneous actions is fundamentally unique, whereas the level of detail that was retained for the quantitative representation of location and movement was very much arbitrary. Let us give a last translation example with the definition of the object perception stimulus η in [38]: this definition is arbitrary but is motivated by the objective of simplifying formal derivations, in particular in view of a linear stability analysis of the initial object aggregation phase. Object perception is widely unknown or is only accessed very indirectly. A consequence is that it is difficult to make a meaningful choice for η . Do we have to account for visual blocking of an object by a closer one? Should we opt for a strict counting of the number of objects in the perception area, or should we think of an indirect measure of the local object density? What is the shape of the perception area? Again, if one of these questions could be addressed with a satisfactory level of confidence, the answer would be given during the model enunciation phase. As such answers are not available or were not available at the time of [38], the freedom in the translation process is large and the choices must be motivated by other types of reasoning. The final, reported choice was the following: The perception area is a square of size $2\delta_p$ around the ant location. One side of the square is parallel to the arena border, whose curvature is assumed negligible for such local perception reasoning. Each object has a square shape of size δ . One of its sides is either in contact with the arena border or in contact with the external side of another square object, which allows that aggregates extend several times δ away from the arena border (see Fig. 3). A first definition of a perception stimulus η_{2D} is then the sum of all the perceived object fractions divided by the perception area, that is to say $\eta_{2D} = \frac{\sum_{i=1}^N \frac{s_i}{\delta^2}}{4\delta_p^2}$ where N is the number of perceived objects and s_i is the surface of the i -th object that lies within the perception area. This definition is strongly related to the measure of a surface object density and the fact that perceived objects contribute via a fraction of their surface, when they lie across the perception area border, ensures that this perceived surface density is continuous in space. Such a choice had three significant practical consequences:

- η_{2D} could be used in studies where ants were followed along their detailed two dimensional trajectories, independently of the question of simplifying the final representation of ants locations and velocities in terms of perimetric abscissa and clockwise or counterclockwise orientation.

- The extension of the work reported in [38] toward two dimensional object aggregation modeling was straightforward when attempting to analyze aggregation experiments for which objects were initially spread uniformly on the total surface of the arena instead of being aligned along the perimeter.
- The fact that this surface density is continuous allowed the later meaningful use of macroscopic reacto-diffusive approximate models for theoretical analyses of aggregate emergence and aggregate selection.

But these practical advantages have the drawback that η_{2D} cannot be evaluated using the retained state variable for position (the perimetric abscissa). Indeed, two ants having the same perimetric abscissa σ , but located at two different distances x_1 and x_2 to the border, perceive two different values $\eta_{2D}(\sigma, x_1)$ and $\eta_{2D}(\sigma, x_2)$ of the surface object density. It was finally chosen to define the object perception stimulus η at a given perimetric abscissa as the average value of $\eta_{2D}(\sigma, x)$, for a uniform distribution of x between 0 and the distance $\Delta(\sigma)$ of the external side of the farthest aggregated object (see Fig. 3):

$$\eta(\sigma) = \frac{1}{\Delta(\sigma)} \int_0^{\Delta(\sigma)} \eta_{2D}(\sigma, x) dx$$

With this definition, η can still be interpreted as a surface object density and it inherits the continuity features of η_{2D} which allows the efficient use of approximate reacto-diffusive models, now for the one dimensional analysis of aggregate emergence and aggregate selection along the perimeter. These features were intensively used in the research reported in [38], in particular via linear stability analysis of reacto-diffusive forms of the one dimensional model that predicted a critical value of the initial object density below which no aggregation occurred, a property that was later confirmed experimentally and was interpreted as a strong validation of the overall modeling approach. Altogether, a quite complex choice was made for the definition of η . This choice was arbitrary from a pure cognitive point of view, but it strongly impacted the following formal derivations and led to experimental explorations and theoretical conclusions that would have been difficult to reach with less refined definitions.

Uncoupled validations and parametric inversions Once the model is fully translated into quantitative terms, dedicated experimental protocols can be designed in order to validate successively each of the behavioral components of the model and determine the remaining free parameters (e.g. δ_p and δ in the preceding translation examples) as well as the remaining free functional dependences (e.g. the

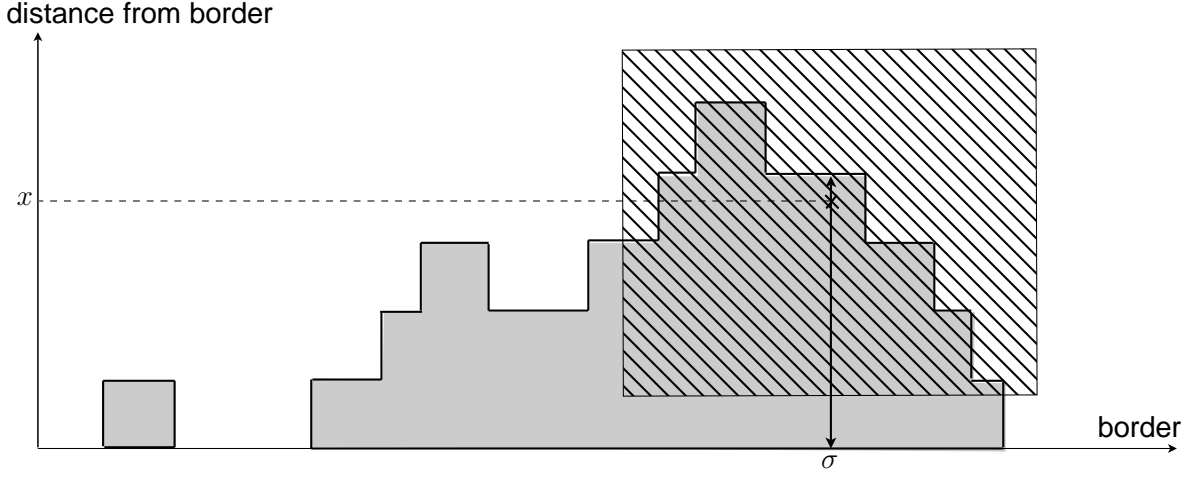


Figure 3. Definition of the object perception stimulus. The dashed area represents the fractions of the objects (grey area) perceived by an ant at perimetric abscissa σ and distance x to the border of the arena (which corresponds to $\eta_{2D}(\sigma, x)$ in the text). When defining the perception stimulus at perimetric abscissa σ , without knowing the distance to the border x (one-dimensional modeling), $\eta(\sigma)$ is defined as the average of all values of $\eta_{2D}(\sigma, x)$ when x is uniformly distributed between 0 and the distance $\Delta(\sigma)$ of the external side of the farthest aggregated object.

dependence on the object perception stimulus of the direction change frequency and the dropping frequency, that is to say the functions $\nu_c(\eta)$ and $\nu_d(\eta)$). At this stage, a detailed biological knowledge of the considered species is again required in order to evaluate the feasibility of such dedicated experiments and to make sure that the behaviors in the intended experiments will be identical to those at work in the initial collective conditions. In [38], the first of these experiments consisted in introducing a single ant in the empty arena, following it during its thigmotactic behavior along the arena border and measuring the successive time intervals spent in the clockwise or counterclockwise direction. This allowed to check that the corresponding survival curve was indeed exponential, which validated the memoryless and instantaneous turning assumptions, and to measure the direction change frequency as the inverse of the average value of the measured time intervals. Very similar is the experiment in which a single object carrying ant was followed in the empty arena leading to the evaluation of dropping frequency. Figure 4 illustrates the kind of fitting qualities that are typical of such validation and inversion exercises in the most successful cases.

Coupled validations and parametric inversions But less favorable conditions are very commonly encountered as soon as the components of the behavioral model cannot be easily isolated. It is indeed often

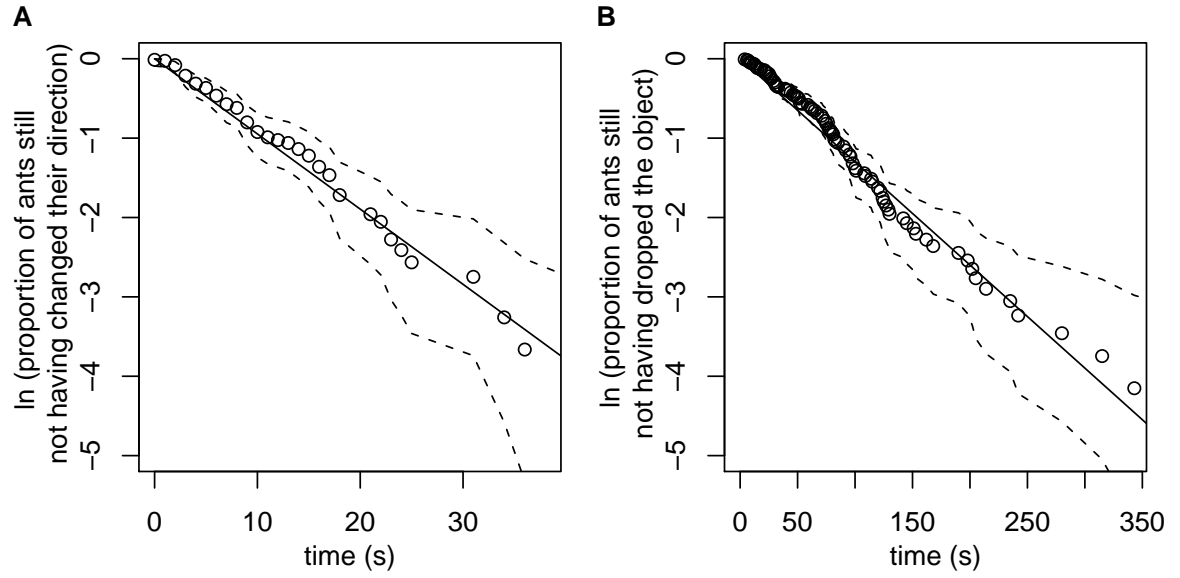


Figure 4. Parametric inversions for the direction change and dropping frequencies in the empty arena. A) The survival curve of the proportion of ants still not having changed their direction ($n=78$ trajectories) is compatible with an exponential fit $P_c = \exp[-\nu_c(\eta=0)t]$, validating the memoryless and instantaneous turn assumptions and leading to the direction change frequency $\nu_c(\eta=0) = 0.085 \pm 0.008s^{-1}$ (mean \pm s.d.), $\chi^2 = 20.4$, 27 d.f., $p = 0.81$. B) The survival curve of the proportion of ants still not having dropped the object they loaded at time $t = 0$ in the empty arena ($n=127$ trajectories) is also compatible with an exponential fit $P_d = \exp[-\nu_d(\eta=0)t]$ and leads to the dropping frequency $\nu_d(\eta=0) = 0.012 \pm 0.001s^{-1}$, $\chi^2 = 92.2$, 86 d.f., $p = 0.30$. The black line represents the exponential fit and the dashed lines the 95% confidence interval. The χ^2 -values correspond to a weighted least squares procedure.

concluded that even the most sophisticated experimental protocols lead to quantitative measurements that correspond to the combination of several elementary behaviors, which means that the validation exercise is likely to be much less convincing and that one may expect to find several distinct solutions in the inversion process. Somehow, as soon as dedicated experiments address high levels of complexity (e.g. when several behaviors are involved in an intricate manner), we are back to the methodological difficulties associated to the collective observations: several distinct models can be convincingly fitted to the available observations. In most cases this difficulty is unavoidable, but attempts can be made to lower it as much as possible: experiments can be repeated in order to reduce statistical uncertainties, new protocols can be designed to help distinguishing between several identified inversion solutions, and, maybe more importantly, the inversion procedure itself can be gradually modified so that the components of the model are discussed separately, even if they cannot be fully isolated. When such attempts are successful, the complexity level can be significantly reduced and, instead of only presenting the final result as *one* possible solution of the simultaneous inversion of all the involved components of the behavioral model, the elementary behaviors can be addressed one after the other, even if this requires to make simplification assumptions. The solution is then presented as *one* proposed solution based on arguments that are open to debate and can be validated or rejected using additional experiments. The point that we try to make here is that coupled inversion procedures are not pure technical exercises, except when so many complementary experimental data are available that only one solution is acceptable. The existence of a solution only confirms that the enunciated model is meaningful considering the statistical uncertainties of the available observations. Retaining *one* among the commonly infinite number of possible solutions for free parameters and free functional dependences is always a choice, and is therefore open to further biological discussions and further dedicated experiments.

The above presented validation and parametric inversion examples concerned the particular case where no object was perceived and led to the estimation of direction change and dropping frequencies $\nu_c(\eta = 0)$ and $\nu_d(\eta = 0)$ in an uncoupled manner. But the next reported validation and inversion exercise in [38] involves simultaneously ant movement, object picking up and object dropping. Without entering into all the details of this coupled inversion example, let us use it to illustrate the kind of procedures that may lead to the identification of one among the multiple inversion solutions. The corresponding experimental protocol consisted in the artificial gathering of objects into aggregates of controlled shape and size. The measured statistics were those of the result of the overall interaction with the aggregate, in particular

the probability that the ant leaves the aggregate in the object carrying or non-carrying states, knowing its state when first perceiving the aggregate. During the time of such an aggregate encounter

- the ant perceives continuously varying values of the perception stimulus η (weak values when first perceiving the aggregate and strong values when in the center of the aggregate);
- the ant may change several times its orientation and may successively drop its object and pick up another one several times before leaving.

This means that the inversion exercise addresses the whole $\nu_c(\eta)$ and $\nu_d(\eta)$ functional dependences, and involves them simultaneously together with the picking up probabilities. The first choice that was made consisted in attempting to find an inversion solution in which the movement was not affected by the perceived object density, which translates into the fact that the direction change frequency is fixed to $\nu_c(\eta) = \nu_c(0)$. This choice was motivated by qualitative observations indicating that the movement of ants is little affected by the presence of objects. But this indication remained highly questionable as it was not confirmed by quantitative measurements and was not sustained by any kind of previous behavioral knowledge (otherwise it would have been part of the model enunciation): it was only indirectly and weakly validated by the fact that inversion was still possible, adjusting only the other remaining free functional dependences. Another choice took the form of an a priori assumption that could be validated a posteriori: it was assumed that object picking up probabilities were so small that when an ant drops an object on an aggregate, it systematically leaves the aggregate without picking up a new object. This allowed to decouple the dropping from picking up behaviors when analyzing all observations corresponding to an ant carrying an object when first encountering the aggregate: in such cases the ant could either leave the aggregate without dropping, or drop the object and leave the aggregate, but no picking up was involved. Furthermore, as movement was already fixed, only the dropping frequency remained unknown and the inversion became of the uncoupled type. The dependence on η of the dropping frequency could therefore be studied independently. Once the function $\nu_d(\eta)$ known, the other observations could be employed (i.e. those in which the ant was free when first encountering the aggregate) to study the picking up probabilities, using the now fixed movement and dropping behaviors. Then the a priori assumption (no picking up after dropping) could be validated by re-processing the dropping inversion (without neglecting picking up, using the obtained picking up probabilities) and checking that the same ν_d dependence was found. The inversion was therefore held step by step: movement was fixed arbitrarily, dropping

was characterized using a subset of the observations for which picking up could be assumed to play a neglectable role, and (with fixed movement and dropping statistics) picking up was then characterized as the last remaining behavior using the fully coupled observations. A last essential point is the way functional dependences were inverted. Characterizing the dropping frequency, for instance, means indeed that a full functional dependence needs to be determined. There are many approaches to this difficult question in the inverse problems literature, but in all cases a formal dependence is fixed in advance with free parameters to be adjusted. When a large amount of accurate experimental data is available, the formal dependence can be very little constraining, as when using high degree splines or wavelets, but when the available observations are sparse and statistically quite uncertain, the formal dependence is a significant choice. In [38] the dropping frequency was given the following shape:

$$\nu_d(\eta) = \nu_d(\eta = 0) + \frac{a_1 \eta}{a_2 + \eta}$$

in which a_1 and a_2 were free parameters. A least squares procedure was then used to check that this shape was compatible with the observed aggregate interaction statistics, and to evaluate a_1 and a_2 . Figure 5 illustrates the result of this least squares procedure and also displays two alternative results obtained with distinct formal dependence choices, in order to illustrate the degree of freedom that one faces under such validation and inversion conditions.

Confrontation to collective observations Whatever the level of confidence of the overall inversion procedure, the last step consists in confronting model predictions to observations of the collective behavior we actually want to explain. From the start, we only discussed methodological approaches in which the behavioral model could be entirely validated, and free parameters determined, using dedicated experiments, meaning experiments that are independent of the initially addressed collective scale experiments. When this is the case, no further adjustment is required before running the final simulations and checking that the emerging collective behaviors compare satisfactorily with observations. This independence is a strong guarantee against the remaining weaknesses of the preceding model validation procedures and more generally against the difficulties illustrated in Sec. 2: the more parameters remain to be adjusted using the collective scale experiments, the less one is indeed protected against the risk of matching the collective behaviors with little confidence in the cognitive and neural pertinence of the corresponding behavioral model. The object aggregation example that we used for illustration through-

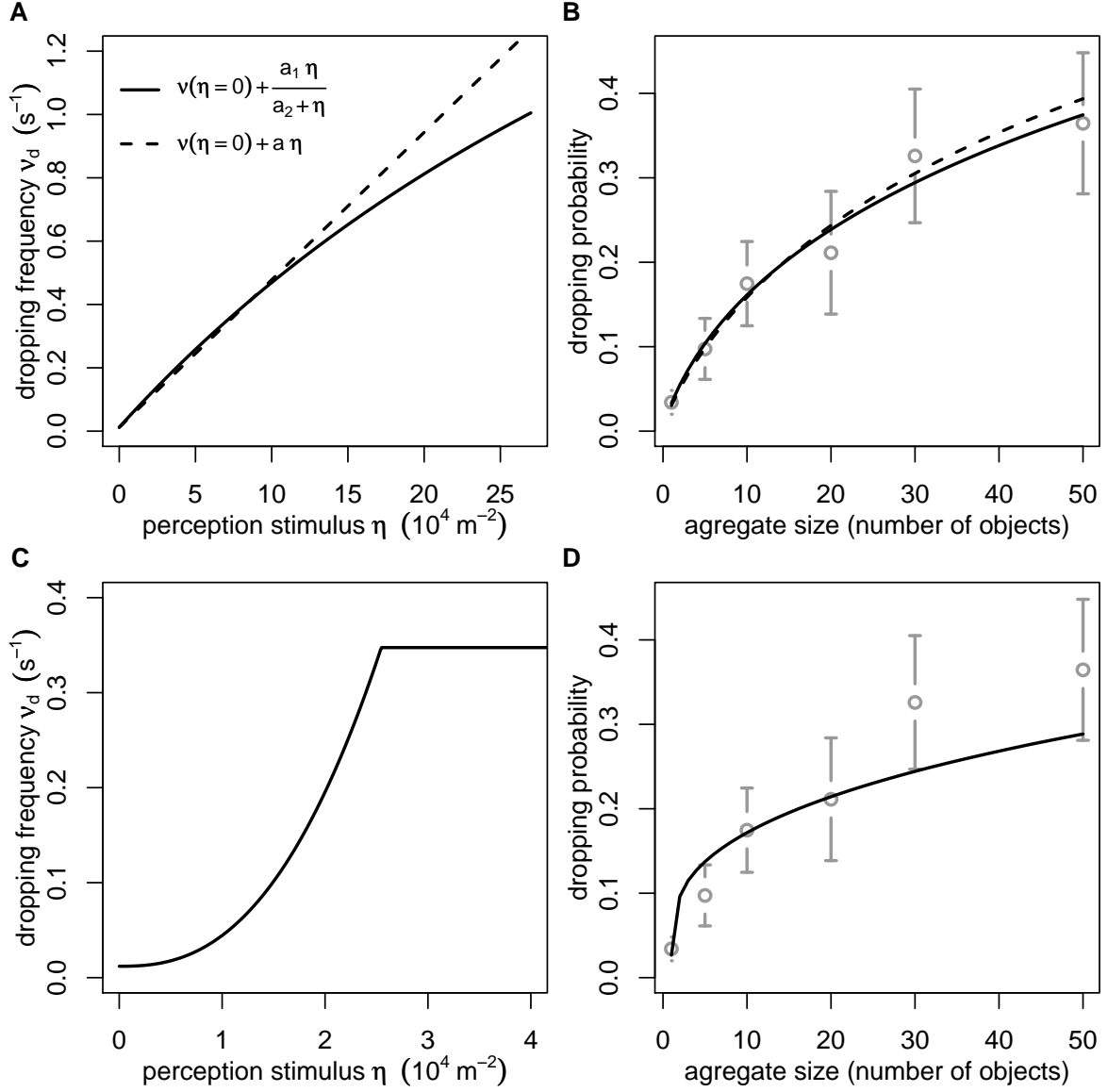


Figure 5. Parametric inversion for the dropping frequency. A) Functional dependence of the dropping frequency on the perception stimulus. B) Fitting of the dropping frequency to the experimental dropping probabilities (mean \pm s.e.) on aggregates of several sizes. The plain curve in A corresponds to the formal dependence retained in [38] ($\nu_d(\eta) = \nu_d(\eta = 0) + \frac{a_1 \eta}{a_2 + \eta}$, with $a_1 = 3.2 \text{ s}^{-1}$ and $a_2 = 9.6 \cdot 10^5 \text{ s}^{-1}$, $\chi^2 = 0.56$, 5 d.f., $p=0.99$). The dashed curve is a linear fit ($\nu_d(\eta) = \nu_d(\eta = 0) + a\eta$ with $a = 4.7 \cdot 10^{-6} \text{ s}^{-1}$, $\chi^2 = 0.43$, 5 d.f., $p=0.99$), very close to the previous formal dependence for small values of the perception stimulus. C) An alternative functional dependence of the dropping frequency on the perception stimulus, in which the dropping frequency is very low for small values of the perception stimulus and constant for values higher than a threshold corresponding to two objects entirely in the perception area. D) Adjustment of C to the experimental dropping probabilities ($\nu_d(\eta) = \nu_d(\eta = 0) + a\eta^b$ if $\eta < \eta_2$ and $\nu_d(\eta) = \nu_d(\eta = 0) + a\eta_2^b$ else, with $\eta_2 = \frac{\delta^2}{2\delta_p^2}$ and $b = 2.5$, $\chi^2 = 3.41$, 5 d.f., $p=0.63$). The grey circles correspond to the experimental data (mean \pm s.e.) and the χ^2 -values to a weighted least squares procedure.

out this methodological description led to the very satisfactory final simulations reported in Fig. 6, with only one single additional parametric adjustment: the number of ants in the arena, that was very much fluctuating during each experiment, and which only influenced the time scale of the aggregation process, but not the shape of the temporal evolution of the mean number of aggregates.

4 Discussion

What are the expected benefits of distinguishing the above presented methodological steps in an explicit manner? The object aggregation example used throughout this paper should already be sufficient to argue that a first benefit is a clear listing of all those among the reported choices that are related to neural and cognitive reasoning and can be discussed as such (from the model enunciation to the design of experimental protocols and even to parts of the inversion procedure), in opposition to technical acts that are only criticizable in terms of formal or statistical pertinence and rigor (from quantitative model translation to statistical inversion). An immediate consequence is the highlighting of both the strongest and weakest components of the proposed behavioral model. In the context of collective animal behavior, no model proposition will be ever reported if it does not at least partially reproduce the collective scale observations. Strengths and weaknesses of elementary behavior representations can therefore only be judged on a pure individual cognition basis. The less solidly established behaviors will hopefully be further investigated experimentally or will motivate further explorations of the neural and cognitive literature, but the most established ones, when made explicit, are likely to serve as starting points for other biological researches, even outside the research field of collective animal behaviors. More broadly speaking, some kind of clarification effort is undoubtedly required if a modeling attempt claims to be more of a contribution to neural and cognitive research than the six model examples of Sec. 2. But, as we tried to point out all along the present paper, the distinction is commonly very subtle. First because it is hard to conceive experiments that allow to address the elementary behaviors independently or successively; second, because the number of possible experimental replications is often quite limited, the sample sizes are small, the statistical inversion procedures are weakly constrained, which means that even when making strong efforts toward explorations on the individual scale, multiple inversion solutions are available and the criticisms formulated in Sec. 3 apply here also, at least partially.

An example of strong validation mentioned above was that of the temporal decorrelation assumption

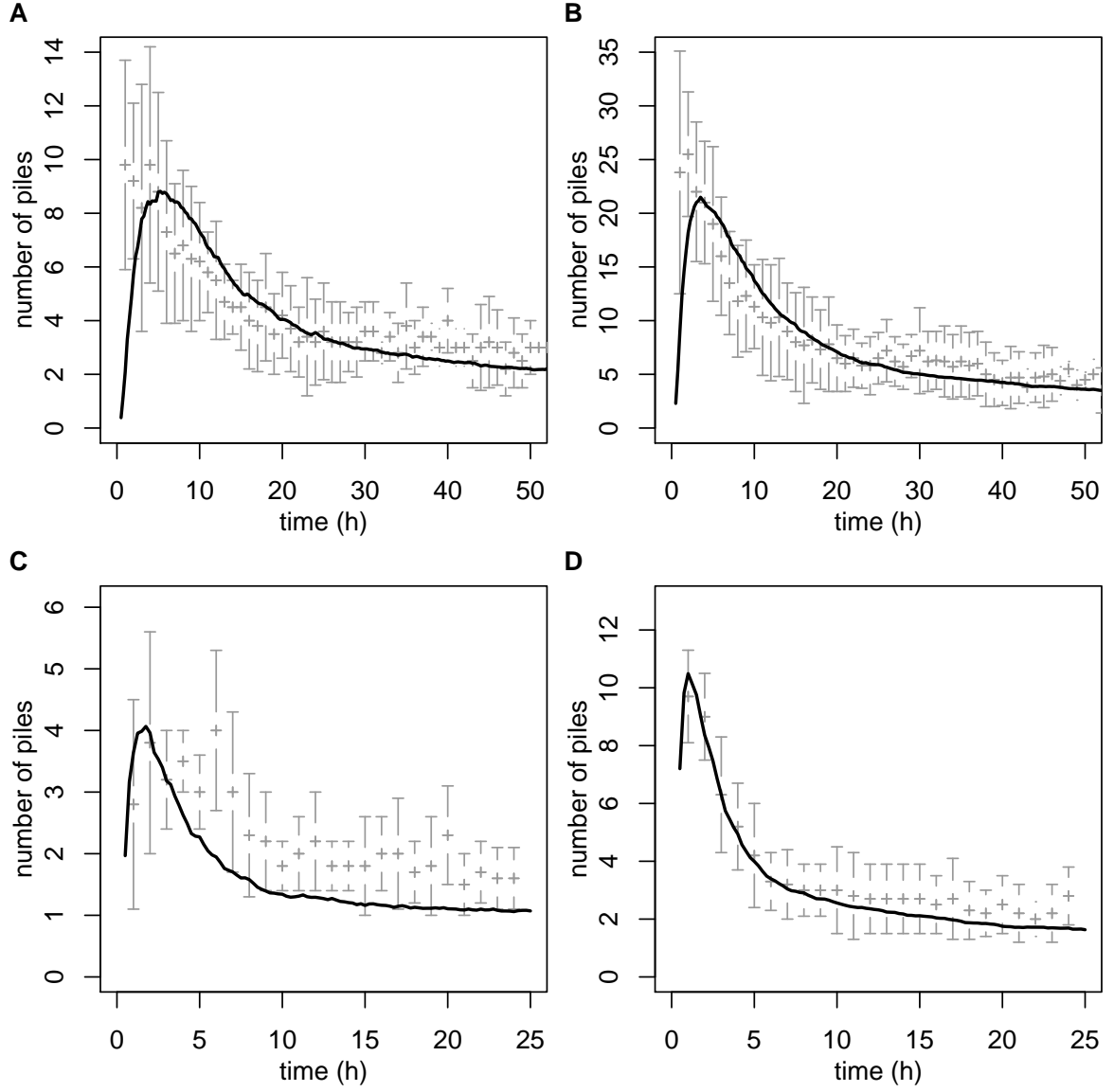


Figure 6. Comparison of the collective dynamics predicted by the finally retained model with experimental data. Figs. A and B indicate the experiments in the big arena, and Fig. C and D those in the small arena, with low and high object density, respectively. The grey + correspond to the experimental data (mean \pm s.e.) and the plain curve to the model prediction.

in [38]. More precisely, both the temporal decorrelation assumption and the absence of interindividual variability assumption were strongly validated. Although we did not mention it in Sec. 3, the experimental results reported in Fig. 4 were indeed obtained by gathering the data corresponding to several tens of distinct ants. The observed linear shape of the logarithmic scale survival function on several decades is therefore a solid guarantee that both memorization and interindividual variability play a neglectable role³. But we saw that the conclusions reached concerning the influence of the perceived object density on the movement, picking up and dropping actions are much weaker. We already illustrated in Fig. 5 the fact that two different functional forms led to satisfactory inversion solutions. These two forms are close in most of the relevant η range, where $\nu_d(\eta)$ increases linearly, but the same figure displays a third inversion solution where $\nu_d(\eta)$ is quasi independent of η until enough objects are perceived for a positive dropping feedback to occur. The only motivations for not retaining this possible inversion solution are that no complementary information is available indicating that a minimum stimulus intensity is required for a behavioral response to occur, and that the linear form is simpler. These are two very weak arguments. However, even if the details are to be clarified, the whole study remains a solid argument in favor of the statement that dropping is significantly stimulated by object perception and that this mechanism is essential in the spatial self-organization of objects. The objective of raising our understanding of individual behavior is therefore reached and the considerable remaining uncertainties associated to the object perception stimulus only reflect the limited knowledge that we presently have of the way an ant perceives its immediate environment and the way it processes the gathered information.

Along the same line of assessing what can or cannot be considered a reliable result, modeling ants movement in [38] has a quite different status that brings us back to the question of introducing effective parameters. The time decorrelation assumption and the instantaneous direction change assumption imply indeed rigorously that any type of detailed two dimensional thigmotactic movement leads to exponentially distributed one dimensional free times the way we defined them. The clockwise and counterclockwise direction change frequency ν_c plays therefore the role of an effective parameter in the one dimensional model that can encompass a wide variety of possible ways in which two dimensional movement of ants is affected by the arena border. As a matter of fact, the question of modeling the details of the thigmotactic behavior was therefore not addressed in [38], and this was only possible, without weakening the analysis

³Of course, this is a coupled validation and nothing rigorously excludes that a significant memorization effect compensates a significant interindividual variability to produce an exponential decrease, but it is very unlikely that such a strict compensation occurs.

of the picking up and dropping behaviors, because the role of ν_c as a meaningful effective movement parameter could be established on a rigorous theoretical basis during the quantitative translation step. This approach lowered significantly the complexity level of the one dimensional object aggregation analysis of [38], but it could not be extended, in any straightforward manner, to the analysis of two dimensional aggregation or even three dimensional construction behaviors: outside the particular one dimensional case, thigmotactism interacts so closely with picking up and dropping that no convincing conclusion can be reached with regard to the two dimensional morphogenesis mechanisms without increasing our level of understanding of the thigmotactic behavioral details.

Up to this point, we concentrated the discussion on the objective of clarifying the exposition of the results of a behavioral modeling attempt, in particular pointing out the parts of the final model that have been established with enough confidence to be considered as useful contributions to cognitive and neural biological research despite the difficulties intrinsically associated to the collective behavior modeling context. But the strongest benefit of explicitly distinguishing the above presented methodological steps is certainly elsewhere: it is a strong support and avoids confusion during the process of setting up the model in an interactive manner with experimental design and inversion attempts, including all kinds of back and forth modeling strategies. Parts of the representation of the individual behavior may indeed change status, during the investigation process, according to the success or failure of their experimental validation and characterization procedures. And depending on their status, the argumentation requirement changes significantly. Solid cognitive arguments are required when the considered behavior is chosen to be presented as part of the initial model enunciation, whereas these requirements vanish (and are replaced by only the statistical rigor of the inversion procedures) when the same behavior has the status of an arbitrary choice during the quantitative translation step. A very illustrative example of such back and forth modeling strategies and of their associated methodological requirements is the cockroach aggregation model described in [20]. In the course of this analysis a first experimental protocol led to the measurement of the survival function corresponding to the time cockroaches remain stopped before starting a new movement. It appeared without any ambiguity that the survival was not exponential, which led to a first conclusion that the time decorrelation assumption could not be part of the model enunciation despite of its established validity for several other behaviors with the same species. The memory usage representation was then limited to a simple fit of the survival curve, with the only constraint that the fit be statistically acceptable. This had obviously a quite limited value in terms of cognitive

interpretation. But later in the investigation it was noted that two kinds of stopping behaviors were at work (a resting stop and a vigilance stop) and that the previous survival function was not exponential because it was the combination of two distinct exponential survival curves. From this observation, the model enunciation was modified and the temporal decorrelation assumption came back in, together with the detailed definition of the two stopping behaviors. Consequently, the argumentation requirements changed drastically. It was not only required to check experimentally that the two stopping behaviors, when considered separately, had exponentially shaped survival functions. It was required, before all, that the two introduced stops be closely confronted to the behavioral literature, that solid arguments be put forward to justify such a distinction as far as this particular species was concerned, and that the criteria used to identify the stopping type in the experiments (essentially the antenna activity) be accurately defined in accordance with the formulated behavioral arguments. Changing the model enunciation therefore strongly modified the type and amount of efforts required in both the theoretical and experimental fields, with the consequence that the cognitive conclusion of [20] had a much broader significance and could be exposed with a higher level of confidence.

Such very common trial and error modeling practices make it obviously difficult to preserve the rigor required to get a final model which has any further significance than the ability to reproduce the observed collective behaviors. From this point of view, a constant reference to a detailed methodological frame is undeniably very helpful. What is known in the relevant behavioral literature? What are the required observations and measurements, considering the cognitive assumptions to be validated? What are the required replication numbers considering the statistical inversions to be performed? The answers to these questions change several times during any detailed investigation and the above presented methodological framework should help in identifying the most significant of these changes as consequences of gradual changes in the model enunciation. Besides the clarification of the model exposition, there is therefore at least one very practical benefit to be expected: a reduction of the length and complexity of experimental campaigns thanks to a more accurate anticipation of the required biological and statistical argumentations.

Appendix

The 6 models introduced in section 2 are described in Tab. 1. They involve parameter values and functional dependences for $p(\eta)$ or $p(\eta, a)$, $T(t)$ or $T(t, a)$, and $f(a)$, which are listed in Table 2 and in the associated caption. Figure 7 illustrates that the retained parameter values exclude that the survival probability in models 5 and 6 be fitted with any equivalent exponential law. The conclusion is strictly identical when considering the integration over the whole ant population of the survival probability in models 3 and 4. This confirms that temporal correlation is indeed significant in models 5 and 6, and that inter-individual variability is significant in models 3 and 4 (the population average behavior cannot be replaced by that of a uniform population with an equivalent activity level).

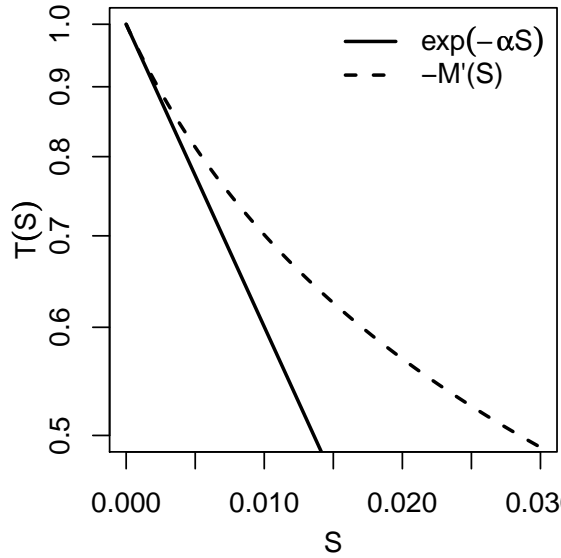


Figure 7. Significance of inter-individual variabilities and temporal correlations. The survival probabilities $T(S)$ of models 5 or 6 (also to be interpreted as the population average of the survival probabilities of models 3 or 4) compared to an exponential fit corresponding to small S values (short time droppings). The extinction coefficient of the exponential is $\alpha = M''(0) = 1 + \frac{1}{\phi}$.

The theoretical establishment of the indistinguishability of the models with inter-individual variability from those with temporal correlations is based on the following mathematical properties of inverse

gaussian distributions [63]:

$$M(\mathcal{S}) = \int_0^{+\infty} \exp(-a\mathcal{S})f(a)da \quad (1)$$

and

$$-M'(\mathcal{S}) = \int_0^{+\infty} a \exp(-a\mathcal{S})f(a)da \quad (2)$$

In model 5, when an ant encounters an object it picks it up with a probability p_5 that is independent of η (unlike in Table 2 we temporally introduce subscripts to make a distinction between models). In model 3, the picking up probability depends on a according to $p_3(a) = ap_5$. As $\int_0^{+\infty} af(a)da = 1$ we get

$$p_5 = \int_0^{+\infty} p_3(a)f_3(a)da \quad (3)$$

The population average value of the picking up probability of model 3 equals therefore that of model 5, which implies that each object is picked up with the same temporal statistics in model 3 as in model 5. When considering model 4 and model 6 the only difference is that picking up probabilities depend on η but the proof is the same with

$$p_6(\eta) = \int_0^{+\infty} p_4(\eta, a)f_4(a)da \quad (4)$$

Very similarly, Eq. 2 leads to

$$p_5T_5(t) = \int_0^{+\infty} p_3(a)T_3(t, a)f_3(a)da \quad (5)$$

and

$$p_6(\eta)T_6(t) = \int_0^{+\infty} p_4(\eta, a)T_4(t, a)f_4(a)da \quad (6)$$

As all ants follow the same statistical moves, the product $p T(t)$ reflects the object spatial transition statistics, i.e. the probability density function corresponding to an object being picked up at a given location and dropped at another given one. The derivative with time of $T(t)$ is indeed proportional

to the carrying time probability density function and is translated into the distribution of deposition locations via the diffusion random walk statistics. Equations 5 and 6 establish therefore that the spatial distribution of deposition locations are strictly identical in models 3 and 5, as well as in models 4 and 6.

References

1. Camazine S, Deneubourg JL, Franks NR, Sneyd J, Theraulaz G, et al. (2001) Self-organization in biological systems. Princeton: Princeton University Press, 538 pp.
2. Couzin I, Krause J (2003) Self-organization and collective behavior in vertebrates. *Advances in the Study of Behavior* 32: 1–75.
3. Sumpter D (2006) The principles of collective animal behaviour. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 361: 5–22.
4. Ben-Jacob E (2003) Bacterial self-organization: co-enhancement of complexification and adaptability in a dynamic environment. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences* 361: 1283–1312.
5. Emlen Jr J (1952) Flocking behavior in birds. *The Auk* 69: 160–170.
6. Radakov D, Mills H (1973) *Schooling in the Ecology of Fish*. John Wiley & Sons.
7. Parrish J, Edelstein-Keshet L (1999) Complexity, pattern, and evolutionary trade-offs in animal aggregation. *Science* 284: 99–101.
8. Wilson E, Osborne E (1971) *The insect societies*. Belknap Press Cambridge, MA.
9. Dussutour A, Fourcassié V, Helbing D, Deneubourg J (2004) Optimal traffic organization in ants under crowded conditions. *Nature* 428: 70–73.
10. Couzin I, Krause J, James R, Ruxton G, Franks N (2002) Collective memory and spatial sorting in animal groups. *Journal of Theoretical Biology* 218: 1–11.
11. Gautrais J, Michelena P, Sibbald A, Bon R, Deneubourg J (2007) Allelomimetic synchronization in merino sheep. *Animal Behaviour* 74: 1443–1454.

12. Bonabeau E, Theraulaz G, Deneubourg JL, Aron S, Camazine S (1997) Self-organizing in social insects. *Trends in Ecology and Evolution* 12: 188-192.
13. Grassé P (1959) La reconstruction du nid et les coordinations interindividuelles chez *bellicositermes natalensis* et *cubitermes* sp. la théorie de la stigmergie: Essai d'interprétation du comportement des termites constructeurs. *Insectes sociaux* 6: 41-80.
14. Garnier S, Gautrais J, Theraulaz G (2007) The biological principles of swarm intelligence. *Swarm Intelligence* 1: 3-31.
15. Giardina I (2008) Collective behavior in animal groups: theoretical models and empirical studies. *HFSP Journal* 2: 205-219.
16. Robinson G, Fernald R, Clayton D (2008) Genes and social behavior. *Science* 322: 896-900.
17. LeMasson G, Marder E, Abbott L (1993) Activity-dependent regulation of conductances in model neurons. *Science* 259: 1915.
18. Halloy J, Sempo G, Caprari G, Rivault C, Asadpour M, et al. (2007) Social integration of robots into groups of cockroaches to control self-organized choices. *Science* 318: 1155.
19. Bonabeau E, Theraulaz G, Deneubourg JL, Franks NR, Rafelsberger O, et al. (1998) A model for the emergence of pillars, walls and royal chambers in termite nests. *Phil Trans R Soc Lond B* 353: 1561-1576.
20. Jeanson R, Rivault C, Deneubourg J, Blanco S, Fournier R, et al. (2005) Self-organized aggregation in cockroaches. *Animal Behaviour* 69: 169-180.
21. Buhl J, Deneubourg JL, Grimal A, Theraulaz G (2005) Self-organized digging activity in ant colonies. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 85: 9-17.
22. Moussaid M, Garnier S, Theraulaz G, Helbing D (2009) Collective information processing and pattern formation in swarms, flocks, and crowds. *Topics in Cognitive Science* 1: 469-497.
23. Ball P (2006) *Critical mass: How one thing leads to another*. Farrar Straus & Giroux.
24. Aoki I (1982) A simulation study on the schooling mechanism in fish. *Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries (Japan)* 48: 1081-1088.

25. Reynolds C (1987) Flocks, herds and schools: A distributed behavioral model. In: Proceedings of the 14th annual conference on Computer graphics and interactive techniques. ACM, pp. 25–34.
26. Huth A, Wissel C (1992) The simulation of the movement of fish schools. *Journal of Theoretical Biology* 156: 365–385.
27. Deneubourg J, Goss S, Franks N, Sendova-Franks A, Detrain C, et al. (1991) The dynamics of collective sorting robot-like ants and ant-like robots. In: Proceedings of the first international conference on simulation of adaptive behavior on From animals to animats. pp. 356–363.
28. Martin M, Chopard B, Albuquerque P (2002) Formation of an ant cemetery: swarm intelligence or statistical accident? *Future Generation Computer Systems* 18: 951–959.
29. Buhl J, Sumpter D, Couzin I, Hale J, Despland E, et al. (2006) From disorder to order in marching locusts. *Science* 312: 1402–1406.
30. Lukeman R, Li Y, Edelstein-Keshet L (2010) Inferring individual rules from collective behavior. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 107: 12576–12580.
31. Conradt L, Roper T (2000) Activity synchrony and social cohesion: a fission-fusion model. *Proceedings of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences* 267: 2213.
32. Grad H (1963) Asymptotic theory of the boltzmann equation. *Physics of Fluids* 6: 147.
33. Goldenfeld N (1992) Lectures on phase transitions and the renormalization group. Addison-Wesley, Advanced Book Program, Reading.
34. Vicsek T, Czirók A, Ben-Jacob E, Cohen I, Shochet O (1995) Novel type of phase transition in a system of self-driven particles. *Physical Review Letters* 75: 1226–1229.
35. Theraulaz G, Bonabeau E, Deneubourg J (1995) Self-organization of hierarchies in animal societies: the case of the primitively eusocial wasppolistes dominuluschrist. *Journal of Theoretical Biology* 174: 313–323.
36. Bonabeau E, Theraulaz G, Deneubourg J (1996) Mathematical model of self-organizing hierarchies in animal societies. *Bulletin of mathematical biology* 58: 661–717.

37. Bonabeau E, Theraulaz G, Deneubourg J (1999) Dominance orders in animal societies: the self-organization hypothesis revisited. *Bulletin of Mathematical Biology* 61: 727–757.
38. Theraulaz G, Bonabeau E, Nicolis SC, Solé RV, Fourcassié V, et al. (2002) Spatial pattern in ant colonies. *Proc Natl Acad Sci USA* 99: 9645–9646.
39. Franks N, Sendova-Franks A (1992) Brood sorting by ants: distributing the workload over the work-surface. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 30: 109–123.
40. Hölldobler B, Wilson E (1990) *The ants*, volume 2. Belknap Press of Harvard University Press.
41. Gorb E, Gorb S (2000) Effects of seed aggregation on the removal rates of elaiosome-bearing *chelidonium majus* and *viola odourata* seeds carried by *formica polycтена* ants. *Ecological Research* 15: 187–192.
42. Franks N, Deneubourg J (1997) Self-organizing nest construction in ants: individual worker behaviour and the nest's dynamics. *Animal Behaviour* 54: 779–796.
43. Hart A, Ratnieks F (2000) Leaf caching in *atta* leafcutting ants: discrete cache formation through positive feedback. *Animal behaviour* 59: 587–591.
44. Anderson C (2002) Self-organization in relation to several similar concepts: Are the boundaries to self-organization indistinct? *The Biological Bulletin* 202: 247–255.
45. Theraulaz G, Gautrais J, Camazine S, Deneubourg J (2003) The formation of spatial patterns in social insects: from simple behaviours to complex structures. *Philosophical Transactions: Mathematical* 361: 1263–1282.
46. Aleksiev A, Longdon B, Christmas M, Sendovafranks A, Franks N (2007) Individual choice of building material for nest construction by worker ants and the collective outcome for their colony. *Animal Behaviour* 74: 559–566.
47. Bonabeau E, Theraulaz G (1999) Role and variability of response thresholds in the regulation of division of labor in insect societies. *Information processing in social insects* : 141–63.
48. Robinson G (1992) Regulation of division of labor in insect societies. *Annual Review of Entomology* 37: 637–665.

49. Oster G, Wilson E (1979) Caste and ecology in the social insects. Princeton Univ Pr.
50. Wilson E (1985) The sociogenesis of insect colonies. *Science* 228: 1489–1495.
51. Wilson E (1987) Causes of ecological success: the case of the ants. *Journal of Animal Ecology* 56: 1–9.
52. Dornhaus A (2008) Specialization does not predict individual efficiency in an ant. *PLoS Biol* 6: 2368–2375.
53. Ballari S, Farji-Brener AG, Tadey M (2007) Waste management in the leaf-cutting ant *acromyrmex lobicornis*: Division of labour, aggressive behaviour, and location of external refuse dumps. *J Insect Behav* 20: 87–98.
54. Waddington SJ, Hughes WOH (2010) Waste management in the leaf-cutting ant *acromyrmex echinator*: the role of worker size, age and plasticity. *Behav Ecol Sociobiol* 64: 1219–1228.
55. Hughes WOH, Sumner S, Borm SV, Boomsma JJ (2003) Worker caste polymorphism has a genetic basis in *acromyrmex* leaf-cutting ants. *Proc Natl Acad Sci USA* 100: 9394–9397.
56. Smith CR, Toth AL, Suarez AV, Robinson GE (2008) Genetic and genomic analyses of the division of labour in insect societies. *Nat Rev Genet* 9: 735–748.
57. Beshers S, Fewell J (2001) Models of division of labor in social insects. *Annual Review of Entomology* 46: 413–440.
58. Crosland M, Lok C, Wong T, Shakarad M, Traniello J (1997) Division of labour in a lower termite: the majority of tasks are performed by older workers. *Animal Behaviour* 54: 999–1012.
59. Johnson BR (2010) Division of labor in honeybees: form, function, and proximate mechanisms. *Behav Ecol Sociobiol* 64: 305–316.
60. Diez L, Deneubourg JL, Hoebeker L, Detrain C (2011) Orientation in corpse-carrying ants: memory or chemical cues? *Animal Behaviour* 81: 1171–1176.
61. Ravary F, Lecoutey E, Kaminski G, Châline N, Jaisson P (2007) Individual experience alone can generate lasting division of labor in ants. *Current Biology* 17: 1308–1312.

62. Weidenmüller A (2004) The control of nest climate in bumblebee (*bombus terrestris*) colonies: interindividual variability and self reinforcement in fanning response. *Behavioral Ecology* 15: 120.
63. Dufresne J, Fournier R, Grandpeix J (1999) Inverse gaussian k-distributions. *Journal of Quantitative Spectroscopy and Radiative Transfer* 61: 433–441.

	Functional forms	Parameter values
Model 1	$p = p^*$ independent of η $T(t) = \exp(-\mathcal{S}(t))$ $\tau(t) = \begin{cases} \tau^* \left(\frac{\eta^*}{\eta(t)} \right)^c & \text{if } \eta(t) \leq \eta^* \\ \tau_{min} & \text{if } \eta(t) > \eta^* \end{cases}$	$\eta^* = 1.4 \cdot 10^4 \text{ m}^{-1}$ $p^* = 0.02$ $v\tau^* = 3.5 \cdot 10^{-3} \text{ m}$ $v\tau_{min} = 10^{-3} \text{ m}$ $c = 3/2$
Model 2	$p(\eta) = \begin{cases} p^* \frac{\eta}{\eta^*} & \text{if } \eta \leq \eta^* \\ p^* & \text{if } \eta > \eta^* \end{cases}$ $T(t) = \exp(-\mathcal{S}(t))$ $\tau(t) = \tau^* \frac{\eta^*}{\eta(t)}$	$\eta^* = 3.2 \cdot 10^4 \text{ m}^{-1}$ $p^* = 0.04$ $v\tau^* = 0.5 \text{ m}$
Model 3	$p(a) = ap^*$ independent of η $T(t, a) = \exp(-\mathcal{S}(t, a))$ $\tau(t; a) = \begin{cases} \frac{1}{a} \tau^* \left(\frac{\eta^*}{\eta(t)} \right)^c & \text{if } \eta(t) \leq \eta^* \\ \frac{1}{a} \tau_{min} & \text{if } \eta(t) > \eta^* \end{cases}$	$\eta^* = 1.4 \cdot 10^4 \text{ m}^{-1}$ $p^* = 0.02$ $v\tau^* = 7.2 \cdot 10^{-3} \text{ m}$ $v\tau_{min} = 10^{-3} \text{ m}$ $c = 3/2$ $\phi = 0.02$
Model 4	$p(\eta, a) = \begin{cases} ap^* \frac{\eta}{\eta^*} & \text{if } \eta \leq \eta^* \\ ap^* & \text{if } \eta > \eta^* \end{cases}$ $T(t, a) = \exp(-\mathcal{S}(t, a))$ $\tau(t; a) = \frac{1}{a} \tau^* \frac{\eta^*}{\eta(t)}$	$\eta^* = 3.2 \cdot 10^4 \text{ m}^{-1}$ $p^* = 0.04$ $v\tau^* = 1 \text{ m}$ $\phi = 0.04$
Model 5	$p = p^*$ independent of η $T(t) = -M'(\mathcal{S}(t))$ $\tau(t) = \begin{cases} \tau^* \left(\frac{\eta^*}{\eta(t)} \right)^c & \text{if } \eta(t) \leq \eta^* \\ \tau_{min} & \text{if } \eta(t) > \eta^* \end{cases}$	$\eta^* = 1.4 \cdot 10^4 \text{ m}^{-1}$ $p^* = 0.02$ $v\tau^* = 7.2 \cdot 10^{-3} \text{ m}$ $v\tau_{min} = 10^{-3} \text{ m}$ $c = 3/2$ $\phi = 0.02$
Model 6	$p(\eta) = \begin{cases} p^* \frac{\eta}{\eta^*} & \text{if } \eta \leq \eta^* \\ p^* & \text{if } \eta > \eta^* \end{cases}$ $T(t) = -M'(\mathcal{S}(t))$ $\tau(t) = \tau^* \frac{\eta^*}{\eta(t)}$	$\eta^* = 3.2 \cdot 10^4 \text{ m}^{-1}$ $p^* = 0.04$ $v\tau^* = 1 \text{ m}$ $\phi = 0.04$

Table 2. Parameter values and functional dependences for the 6 models of section 2. In all the six cases, \mathcal{S} is deduced from τ according to $\mathcal{S}(t) = \int_0^t \frac{1}{\tau(t')} dt'$. In models 1 and 2, as there is no inter-individual variability and no temporal correlation, the survival probability T decreases exponentially with time. For models 3 and 4, inter-individual variability is significant: T decreases also exponentially with time for each individual, but the decrease rate depends on the activity level a through the dependence on a of τ . For models 5 and 6, temporal correlation is significant: T decreases as the opposite of the derivative of a Malkmus transmittivity function $M(\mathcal{S}) = \exp[\phi - \phi^*(\mathcal{S})]$ with $\phi^*(\mathcal{S}) = \phi[1 + 2\mathcal{S}/\phi]^{1/2}$, a choice that is inspired by the physics of gaseous radiation [63] where distinct absorption rates at different frequencies lead to non-exponential spectrally integrated extinctions. For models 3 and 4, the activity levels are distributed according to an inverse gaussian distribution:

$$f(a) = \sqrt{\frac{\phi}{2\pi a^3}} \exp\left[-\frac{\phi}{2} \frac{(a-1)^2}{a}\right].$$

Chapitre 3

Modélisation du suivi de bord

3.1 Introduction

Ce chapitre décrit notre travail de modélisation du phénomène de suivi de bord qui joue un rôle important dans le contexte de l'agrégation de cadavres et qui tiendra de ce fait une place centrale dans le Chap. 4. Une grande partie du chapitre est consacrée au positionnement de notre proposition par rapport à la littérature existante : nous commençons par un état de l'art sur la modélisation des phénomènes de déplacement en biologie en général et du suivi de bord en particulier (Sec. 3.2). Nous consacrons ensuite une section à décrire le cheminement nous ayant conduit à la proposition d'un modèle particulier parmi l'ensemble de ceux que nous avons explorés (Sec. 3.3). Ce modèle est pensé comme une modulation locale d'une marche aléatoire diffusive (de Pearson) en présence d'un bord. Nous présentons donc ensuite plus en détail, dans la Sec. 3.4, la famille des marches aléatoires sans mémoire et les propriétés particulières de la marche de Pearson. Nous rapportons enfin dans la Sec. 3.5, pour terminer une première partie de ce chapitre, trois études de la littérature ayant joué un rôle important dans la genèse de notre modèle : il s'agit de deux modèles du suivi de bord d'arène et d'obstacles circulaires chez les blattes et les fourmis ainsi que d'un modèle de la chimiotaxie chez les bactéries.

Ce dernier exemple est particulièrement proche du modèle que nous proposons et discutons en détail dans la suite du chapitre (Sec. 3.6) : le modèle de marche aléatoire à fréquence de changement de direction asymétrique. Nous spécifions une version particulière de cette marche asymétrique (celle que nous utiliserons plus tard dans ce chapitre pour l'étude de l'agrégation de cadavres) que nous appelons le modèle de référence. Nous analysons ensuite

les propriétés analytiques de ce modèle de référence : d'une part il nous permet de dériver formellement une équation de dérive-diffusion décrivant la dynamique du champ de marcheurs à la limite macroscopique. D'autre part il admet une solution stationnaire avec une fonction de distribution isotrope et une stratification exponentielle de la densité de probabilité de présence du marcheur en fonction de la distance au bord. Nous utilisons cette solution stationnaire pour étudier analytiquement les longueurs moyennes de suivi de bord le long de bords droits, concaves et convexes. Nous étudions aussi les conditions aux limites permettant de raccorder ce modèle de référence, utilisé dans la zone de bord, aux modèles de marche utilisés en dehors de la zone de bord. Enfin, nous clôturons cette section en considérant plusieurs variantes de la marche à fréquence de changement asymétrique permettant d'obtenir une fonction de distribution asymétrique, une stratification plus forte de la densité de probabilité de présence d'un marcheur et un effet plus marqué de la courbure du bord sur la longueur moyenne de suivi. Dans la Sec. 3.7 nous illustrons la mise en oeuvre pratique de ces marches asymétriques pour l'étude d'un phénomène de suivi de bord en reprenant les deux travaux expérimentaux déjà mentionnés concernant le suivi de bord chez les blattes et les fourmis.

La dernière section (Sec. 3.8) concerne plus directement l'objet central de la thèse avec la mise en oeuvre du modèle de référence pour l'étude du déplacement des fourmis *Messor Sancta* dans le contexte de l'agrégation de cadavres. La particularité de ce contexte (et plus généralement des phénomènes de construction et d'agrégation) est que la notion de bord n'a plus de sens immédiat (notamment dans la phase initiale où les cadavres sont repartis quasi-uniformément dans l'arène expérimentale). Dans une telle situation nous montrons comment le vecteur orientation ω_n intervenant dans notre modèle de marche à fréquence de changement de direction asymétrique (qui traduit la direction perpendiculaire au bord lorsque la notion de bord existe) peut être défini à partir de la distribution spatiale des cadavres. Nous inversons les paramètres de notre modèle et le validons à partir de protocoles expérimentaux spécifiques et, pour finir, nous discutons ses prédictions dans le cas particulier de la phase initiale pour laquelle nous ne disposons pas encore de données expérimentales détaillées.

3.2 État de l’art de la modélisation des phénomènes de déplacement en biologie

A toutes les échelles de la vie, on retrouve des phénomènes de déplacement, que ce soit pour des bactéries, des cellules, des insectes, des oiseaux, des poissons des moutons ou encore les êtres humains. Les phénomènes de déplacement sont étudiés en biologie soit en considérant le déplacement de chaque individu [27] (ce qui n’exclut pas de prendre en compte les interactions inter-individuelles conduisant à un déplacement coordonné du groupe [28]), soit en considérant le groupe comme une seule entité (ce qui est une approche typique dans l’étude des dynamique des populations en écologie [29, 30]). Lorsque l’on s’intéresse à la répartition spatiale des individus ou aux flux à l’oeuvre dans le système, le déplacement peut souvent être modélisé directement à partir d’un jeu d’équations différentielles *macroscopiques*¹ décrivant l’évolution temporelle des champs de densité et des flux dans l’espace géométrique, sans une représentation explicite des trajectoires [31] (cette approche est aussi appelé une approche eulerienne). Dans le champ de la physique on parlera souvent dans ces situations de modélisation *fluidique* ou de *limite hydrodynamique* (par exemple les équations de Navier-Stokes ou les équations de dérive-diffusion). En restant dans une logique eulerienne, on peut considérer non seulement la densité et le flux d’individus en chaque point mais également leurs états (par exemple, leurs directions, leurs vitesses, leurs niveaux d’activité, etc.), ce qui mène à une famille de descriptions dont l’équivalent en physique correspond aux modélisations *mésoscopiques* ou *cinétiques*. Nous retrouvons communément dans la littérature biologique traitant des phénomènes de déplacement ce vocabulaire issu de la physique et nous utiliserons ci-dessous les mots de macroscopique / mésoscopique et fluidique / cinétique dans cet esprit (indépendamment de la taille du système étudié).

En suivant la logique définie dans le Chap. 2, nous considérons ici des travaux consistant à modéliser des mécanismes impliqués dans les déplacements au niveau individuel en cherchant à les relier aux propriétés macroscopiques résultantes. Ceci nécessite généralement de modéliser les trajectoires des individus (on est alors dans une logique de modélisation lagrangienne). Dans les situations biologiques que nous rencontrons, il est rarement possible de représenter la trajectoire d’un individu de façon déterministe. Ainsi, le caractère aléatoire des trajectoires nous conduira systématiquement vers des modèles de type *processus stochastiques*, plus généralement référencés sous le terme de *modélisations statistiques*.

Les processus stochastiques utilisés pour rendre compte des phénomènes de déplacement

1. Le sens du terme *macroscopique* tel qu’entendu dans ce texte sera défini un peu plus loin dans le chapitre.

sont essentiellement de type *processus de Lévy*, mais il convient de distinguer deux classes correspondant

- d’une part aux processus pour lesquels les trajectoires sont continues mais non différentiables (par exemple les processus de Wiener ou les processus de Ornstein-Uhlenbeck) ce qui exclut généralement une description explicite en terme de trajectoire (dans ces descriptions on ne définit pas par exemple la longueur d’une trajectoire ou la vitesse de l’individu). Les modèles les plus couramment rencontrés en physique dans ce cadre peuvent être formalisés soit par des équations différentielles déterministes (par exemple l’équation de Fokker-Planck ou l’équation de la diffusion), soit par des équations différentielles stochastiques (par exemple le modèle de Langevin).
- et d’autres part les processus de type *chaîne de Markov* (quand il s’agira de déplacement on utilisera le vocabulaire de *marche aléatoire*, même si cette appellation est plus large) pour lesquels la trajectoire, qui est explicitement construite, est un élément essentiel de la pensée du modélisateur (par exemple dans la marche aléatoire la trajectoire est définie en tout point à partir d’un modèle de déplacement entre deux transitions, classiquement l’individu se déplace en ligne droite entre deux événements de changement de direction).

Notre modélisation du déplacement se place résolument dans la seconde catégorie, pour laquelle les trajectoires des individus sont un élément fondamental de la description tant du point de vue expérimental que de l’analyse statistique des propriétés du système.

Les modèles de marche aléatoire se déclinent souvent dans un espace géométrique discrétisé (représenté par un réseau de positions) [32]. Nous nous intéressons ici aux modèles de marches aléatoires dans un espace géométrique continu, définies de la façon suivante : Un marcheur² est caractérisé à chaque instant par sa position et son état (incluant sa direction de déplacement et son module de vitesse). Il subit des transitions d’états qui sont aléatoires et instantanées. Le caractère aléatoire apparaît d’une part dans la définition des instants de transition (ou de la durée entre deux transitions successives) et d’autre part dans la transition elle-même, c’est-à-dire le passage d’un état à l’autre (sachant que la position est inchangée lors de la transition du fait de son caractère instantané). La marche aléatoire est alors décrite par

- la statistique des pas, c’est-à-dire des durées entre deux transitions successives (on parle de la statistique des libre temps, ou de la statistique des libres parcours lorsqu’on adopte un point de vue géométrique)

2. On utilisera le terme générique de marcheur pour désigner l’individu qui se déplace selon une marche aléatoire. En particulier, ce terme nous permettra de décrire une fourmi se déplaçant sur un plan, un poisson nageant dans un volume d’eau, une bactérie dans son milieu naturel, etc.

- la statistique de la transition elle-même (on parle de noyau de transition, ou encore de fonction de phase lorsque le seul état modifié est la direction de déplacement)
- la description déterministe du déplacement entre deux transitions successives.

La plupart des modèles que nous étudierons considèrent que le marcheur se déplace à vitesse constante et en ligne droite sur un pas.

Les marches aléatoires diffusives. Dans la famille des marches aléatoires, on rencontre souvent en biologie le cas des marches aléatoires diffusives [33, 34, 35, 29, 36], qui doivent leur nom au phénomène de diffusion qui en résulte à l'échelle macroscopique (décrite dans la Sec. 3.4.2). Dans ces modèles, si l'on contraint le marcheur dans un espace fermé, il parcourt sur des temps très longs l'espace de façon homogène avec une statistique directionnelle isotrope (pas de visites préférentielles de zones particulières de l'espace et pas de directions de déplacements privilégiés). Parmi les marches diffusives, la plus communément employée est la *marche de Pearson* :

- Dans ce modèle, le module de vitesse est constant et le déplacement sur un libre parcours est en ligne droite.
- La distribution des libres parcours est exponentielle³ et indépendante d'un quelconque repère directionnel extérieur au marcheur lui-même, mais peut dépendre de la position du marcheur.
- La fonction de phase, qui donne la densité de probabilité de prendre une nouvelle direction étant donnée la direction avant la transition, est une fonction paire de l'angle de rotation. La dépendance angulaire n'existe donc que dans le repère du marcheur, les directions vers l'avant peuvent par exemple être privilégiées mais il n'y a pas pour autant une direction privilégiée dans un repère fixe extérieur au marcheur. Comme pour le libre parcours, la fonction de phase peut par contre être une fonction dépendant de la position.

Nous décrirons la marche de Pearson en détail dans la Sec. 3.4.2. A nouveau, la propriété que nous souhaitons retenir est que la marche aléatoire de Pearson, et plus généralement les marches aléatoires diffusives à vitesse constante⁴, conduisent (à l'état stationnaire avec

3. Nous montrerons dans la Sec. 3.4.1 que la distribution exponentielle des libres parcours est la traduction rigoureuse d'un déplacement dans lequel les marcheurs n'utilisent pas leur mémoire pour choisir l'instant d'un changement de direction et donc la longueur d'un libre parcours. Les autres marches aléatoires (dans lesquels la distribution des libres parcours n'est pas exponentielle) impliquent une utilisation de la mémoire et donc des mécanismes cognitifs plus complexes ou l'appel à des boucles sensori-motrices plus élaborées (cf. par exemple les travaux à ce sujet concernant les mollusques [37]). Les exemples les plus courants sont la marche aléatoire à longueur de pas constante [38] et la marche de Lévy, pour laquelle la distribution des libres parcours l est une loi de puissance décroissante $p(l) \propto l^{-a}$, où a est une constante positive [39, 40].

4. Si la vitesse varie dans l'espace géométrique alors la densité de marcheurs n'est pas uniforme. Ce mécanisme, appelé *orthocinèse*, explique par exemple l'accumulation de cloportes communs *Porcellio scaber*

des conditions aux limites adéquates) à une densité uniforme (c'est-à-dire une distribution uniforme des positions dans l'espace géométrique) et une distribution angulaire isotrope (uniforme dans l'espace des directions) en chaque point. Notons bien que la densité est uniforme même lorsque la distribution des libres parcours ou la fonction de phase dépendent de la position. Nous reviendrons dans la Sec. 3.4.2.4 sur ce fait, qui peut paraître contre-intuitif et exclut l'utilisation des marches diffusives (à vitesse constante) pour représenter des effets d'accumulation ou d'orientation.

Les marches aléatoires biaisées. De façon générale les modèles de marches aléatoires diffusives ont pour effet d'homogénéiser spatialement et angulairement les densités de marcheurs. Sous contraintes liées aux conditions aux limites ou tout simplement dans des situations instationnaires, on peut néanmoins obtenir des distributions non homogènes. Notons toutefois que même dans ces situations les flux diffusifs s'opposent aux effets d'accumulation. Bien souvent en biologie, on rencontre des situations où la marche aléatoire conduit au contraire soit à des effets d'orientation (écart à l'isotropie, direction de déplacement préférentielle), soit à des effets d'accumulation (écart à la densité homogène). Les modèles de marche aléatoire qui permettent de rendre compte de ce type d'effet incluent nécessairement une dépendance directionnelle dans la statistique des pas et/ou dans la statistique des changements de direction. Ces marches aléatoires dites "biaisées" sont donc paramétrées par un stimulus directionnel, par exemple un gradient chimique ou une source lumineuse dirigée. Le stimulus peut agir sur différents mécanismes du déplacement ce qui peut être utilisé comme un critère de classification des marches aléatoires biaisées [42, 32] :

- Lorsque la fonction de phase est biaisée, nous parlons de *tropotaxie* (du grec *tropos*, signifiant tour, tourner, affinité). Dans ce cas, le marcheur choisit préférentiellement sa nouvelle orientation aux moments des changements de direction en fonction d'une information directionnelle extérieure.
- Lorsque la distribution des libres parcours est biaisée, il s'agit d'une *klinotaxie* (du grec *klin*, incliner, courber). Dans ce cas, le libre parcours moyen du marcheur est une fonction de la direction du mouvement (par exemple, le libre parcours moyen sera plus grand, donc la fréquence des changements de direction plus petite, si l'individu se déplace dans une direction dite préférentielle).
- Enfin, lorsque la vitesse de déplacement du marcheur dépend de sa direction, il s'agit d'une *orthotaxie* (du grec *orthos*, droit).

Dans les situations que nous étudions, les modèles d'orthotaxie sont peu utilisés et ne nous intéressent pas dans la présente étude. La mise en oeuvre des modèles de tropotaxie et de

dans des zones humides [41].

klinotaxie conduisent à des résultats pour lesquelles on distingue grossièrement deux types de situations : d’une part les situations pour lesquelles la distribution des directions des individus est fortement déformée autour d’une direction privilégiée, on utilisera alors le vocabulaire de “marches aléatoires d’alignement”, d’autres part les situations pour lesquelles la distribution spatiale des individus est fortement inhomogène autour de zones dite d’attraction, on utilisera alors le vocabulaire de “marches aléatoires d’accumulation”. La distinction n’est pas toujours évidente et on rencontre souvent des situations où les deux effets sont simultanément présents.

Les marches aléatoires d’alignement. Le suivi de bord, un phénomène très répandu dans les systèmes biologiques, est la plupart du temps représenté comme un déplacement préférentiel des marcheurs le long du bord. Cet alignement des marcheurs selon une direction préférentielle est souvent modélisé par ce que l’on appelle communément les *marches aléatoires d’alignement*. Il peut s’agir d’une marche aléatoire mono-dimensionnelle le long d’une ligne, couplée à une marche aléatoire diffusive bi-dimensionnelle dans le reste de l’espace (voir par exemple les modèles de suivi de bord pour des blattes [43] ou des fourmis [20], que nous présenterons en détail dans la Sec. 3.5). Mais l’alignement peut aussi être modélisé en restant dans une logique de marche aléatoire bi-dimensionnelle sur l’ensemble du champ. On retrouve des exemples de tropotaxies d’alignement dans l’étude du déplacement de cellules migrant dans un tissu ou dans un organisme, guidées par des gradients chimiques ou par contact avec d’autres cellules [44]. De la même façon le suivi de pistes pour plusieurs espèces de termites ou fourmis est modélisé par des tropotaxies [45, 46, 47, 48]. Dans le modèle de suivi de piste proposé par Calenbuhr et Deneubourg [45], la fonction de phase est une fonction de la différence entre les concentrations chimiques perçues par chaque antenne, de telle façon que les marcheurs choisissent préférentiellement une direction qui les rapproche du centre de la piste : l’effet résultant est une combinaison d’alignement et d’accumulation. Parfois l’alignement résulte d’une combinaison de modèles de tropotaxie et de klinotaxie, par exemple dans le cas des myxobactéries *Myxococcus xanthus* [49]. Dans d’autres situations, comme le déplacement de leucocytes ou de fibroblastes [50], ou encore le modèle de forces sociales pour le déplacement de piétons [51], le biais directionnel provient d’un “champ de force” incurvant les libres parcours.

Les marches aléatoires d’accumulation. Cependant nous verrons qu’il est aussi intéressant de changer de point de vue et de ne pas chercher à associer trop systématiquement “suivi” et “alignement”. Ce qui est appelé “suivi” de bord dans les phénomènes de construction et d’agrégation peut aussi être simplement le fait que les marcheurs passent plus de

temps près du bord qu'en zone libre (et moins de temps sur les constructions elles mêmes comme les tas qui résultent de l'agrégation de cadavres). Cet effet sera essentiel dans la dynamique de construction que nous étudierons dans le dernier chapitre de ce manuscrit. Or ceci n'implique pas forcément un alignement avec le bord et un déplacement le long de celui-ci. En effet l'analyse de trajectoires expérimentales dans le cas de l'agrégation de cadavres par les fourmis *Messor Sancta* montre que la longueur des trajectoires en zone de bord est plus grande que celle prévue par une marche diffusive de type Pearson (il y a bien "suivi") et pourtant les fourmis ne sont pas plus souvent orientées le long du bord que perpendiculairement au bord (la distribution des directions de marche est *isotrope*, à ne pas confondre avec l'isotropie de la fonction de phase). Cette observation est incompatible avec les images comportementales que nous avons associées aux marches aléatoires d'alignement et nous amène à considérer ce que nous appellerons les *marches aléatoires d'accumulation*. Dans ces modèles l'effet du biais directionnel n'est pas d'aligner les marcheurs avec une direction préférentielle mais de les concentrer dans une zone privilégiée de l'espace. Comme pour les marches aléatoires d'alignement, on a ici aussi l'alternative entre des modèles de tropotaxie et des modèles de klinotaxie. Ainsi Codling et coll. [52] proposent un modèle de tropotaxie d'accumulation pour la nage de larves de poissons vivant dans des massifs marins. Ce modèle ne contient pas de mécanismes d'alignement avec une direction préférentielle. Le mécanisme responsable de l'agrégation est une dépendance de l'angle moyen de changement de direction de déplacement (caractérisé par ce qui est appelé le paramètre d'asymétrie de la fonction de phase) à la direction courante de la larve : Les larves effectuent des changements de direction de faibles amplitudes lorsqu'elles sont orientées vers le récif et des changements de direction plus importants lorsqu'elles sont en sens opposé. Le modèle ainsi construit conduit à des résultats dans lesquels les larves restent regroupées autour du récif. Des klinotaxies d'accumulation sont utilisées pour représenter le déplacement de bactéries qui, en présence d'une substance chimique, ont tendance à s'agréger dans les zones de plus forte concentration. Berg [38] a proposé un modèle dans ce sens, pour représenter les résultats expérimentaux sur le déplacement de la bactérie *Escherichia coli*, mais ce modèle s'applique également à d'autres espèces de bactéries comme par exemple *Proteus mirabilis* ou à certains protistes comme le myxomycète *Dictyostelium Discoideum* [53]. Nous allons revisiter le modèle de Berg [38] un peu plus loin (Sec. 3.5.3) car il est conceptuellement très proche du modèle de suivi de bord que nous allons proposer dans cette thèse. Une klinotaxie d'accumulation a aussi été suggérée par Leuthold et coll. [54] pour modéliser le suivi de pistes chimiques chez les termites *Hodotermes mossambicus* (alors que le suivi de pistes est la plupart du temps modélisé par une *tropotaxie d'alignement*) : Lorsqu'un termite s'approche de la piste, il perçoit un gradient positif de concentration chimique et change moins souvent

de direction (son libre parcours est plus grand) que lorsqu'il s'écarte de la piste et perçoit un gradient négatif. Ceci a pour effet de concentrer les trajectoires des fourmis sur la piste et conduit à des trajectoires sinueuses autour du centre de cette piste, mais il est difficile de conclure complètement du fait que ce modèle n'est pas entièrement formalisé.

Le modèle de suivi de bord que nous proposerons dans ce chapitre appartient à la famille des klinotaxies d'accumulation. Klinotaxie et non pas tropotaxie, car le suivi de bord vient dans ce modèle non pas d'une tendance des marcheurs à s'aligner avec une direction préférentielle aux moments des changements de direction, mais du fait qu'ils changent moins souvent de direction lorsqu'ils se déplacent dans la direction préférentielle qu'en sens opposé. Accumulation et non pas alignement, car la direction préférentielle n'est pas la direction tangentielle au bord mais la direction perpendiculaire (vers le bord) ce qui n'oriente pas les fourmis le long du bord mais les accumule à proximité de ce dernier. Ce modèle est le résultat final d'une démarche de modélisation du déplacement étroitement liée à l'étude des processus d'agrégation, dans lesquels le déplacement en bord des tas en formation détermine en grande partie la croissance de ces tas. La section suivante indique les principales étapes ayant conduit à cette proposition finale.

3.3 Genèse du modèle de suivi de bord proposé

L'objectif de ce chapitre est la construction d'un modèle de déplacement d'insectes sociaux dans le contexte des phénomènes de construction ou d'agrégation, en nous appuyant sur l'exemple du processus d'agrégation de cadavres par les fourmis *Messor Sancta*. En configuration mono-dimensionnelle (cf. Chap. 1), le déplacement a été représenté par une marche aléatoire diffusive (de Pearson). Dans ce modèle, la présence de cadavres dans le voisinage d'une fourmi stimule ou inhibe ses propensions à prendre et à déposer un cadavre mais n'a aucun effet sur sa trajectoire. Ce modèle a permis de prédire correctement les dynamiques d'agrégation. Dans nos premières tentatives de modélisation du phénomène d'agrégation en configuration bi-dimensionnelle, nous avons continué à utiliser une marche aléatoire de Pearson indépendante de l'agrégation. Cependant ces premiers modèles prédisent tous des tas beaucoup plus petits, plus denses et plus nombreux que ceux observés expérimentalement (nous reviendrons sur un tel modèle dans la Sec. 4.5). D'autre part l'observation expérimentale montre que la plupart des fourmis arrivant à proximité d'un tas ne montent pas dessus mais restent dans la zone de bord autour du tas avant de repartir dans le champ libre (cf. Sec. 3.8.2), ce qui est rapporté dans la littérature comme un phénomène de suivi de bord appelé thigmotactisme (du grec thigmos, signifiant toucher, contact, et taxis, signifiant

arrangement, ordre, orientation, désignant donc un phénomène d'orientation par contact physique) [20, 18]. Ces deux résultats suggèrent qu'on ne peut pas négliger la modification du déplacement des fourmis par la présence des cadavres car cette modification a un effet important sur les dynamiques d'agrégation. Elle modifie notamment la répartition spatiale des dépôts de cadavres sur un tas : Puisque la densité de probabilité de présence d'une fourmi dans la zone de bord du tas est plus grande que dans les modèles utilisant une marche de Pearson (et la densité de probabilité de présence aux centres des tas plus petite), plus de cadavres sont déposés en bord de tas ce qui pourrait expliquer l'observation expérimentale de tas plus étalés (moins denses et plus étendus). De la même façon on peut imaginer que le fait que les tas soit moins denses conduit dans une première phase à une distance moyenne inter-tas plus faible, ce qui pourrait augmenter les "compétitions" entre tas (flux de cadavres transportés d'un tas à l'autre) et ainsi en réduire le nombre final. Cette première analyse qualitative nous indique qu'un modèle voulant rendre compte des dynamiques d'agrégation doit prendre en compte l'effet des bords des tas sur le déplacement des fourmis.

Toujours dans le cadre d'agrégation de cadavres par les fourmis *Messor Sancta*, nous avons d'abord essayé de modéliser le fait que les fourmis ne marchent pas sur les tas en restant dans le cadre des marches aléatoires diffusives mais en introduisant un couplage entre le déplacement et l'agrégation : pour cela nous avons supposé que la fréquence de changement de direction d'une fourmi varie spatialement [21]. Elle est modulée en fonction de la densité de cadavres dans le voisinage de la fourmi de façon à ce que les changements de direction soient beaucoup plus fréquents pour des densités fortes correspondant à l'intérieur d'un tas. L'idée sous-jacente est que, dès qu'une fourmi monte sur un tas, elle change rapidement de direction, ce qui conduit la plupart de fourmis à ressortir rapidement du tas (sans être entrées dans la zone centrale du tas). Il s'agit d'un mécanisme de réflexion qui est très proche de ce qui se passe pour la réflexion de la lumière par un nuage. Lorsque les photons du rayonnement solaire rencontrent le nuage, qui est un milieu très diffusant (ce qui signifie que la fréquence de changement de direction des photons y est élevée), la plupart d'entre eux sont réfléchis vers l'espace et n'arrivent donc pas à la surface terrestre. Ainsi en ajoutant arbitrairement une dépendance de la fréquence de changement de direction à la densité de cadavre perçus [21], les simulations numériques montrent que les dynamiques d'agrégation sont modifiées lorsque les tas ne sont plus de petites tailles mais sont inchangées lors de la phase initiale d'agrégation. Ce modèle a été rejeté assez rapidement du fait de son incapacité à décrire les phases initiales et de son manque de justification expérimentale. Cependant, ce résultat a déclenché une réflexion théorique sur les probabilités de prise et de dépôt dans une zone donnée du tas (par exemple la zone de bord ou la zone centrale du tas) et sur leur dépendance à la marche aléatoire : Les probabilités de prise et de dépôt lors de la traversée

d'un tas de petite taille (mesurées expérimentalement) sont faibles, ce qui revient à dire que la longueur typique d'une traversée est petite devant les libres parcours moyens de dépôt ou de prise (qui sont les longueurs moyennes parcourues par une fourmi avant de déposer ou prendre un cadavre). Dans ces conditions les probabilités de dépôt et de prise dans une zone donnée du tas dépendent quasi-uniquement de la durée moyenne passée dans cette zone, ou de façon équivalente de la longueur moyenne correspondante puisque les fourmis se déplacent à vitesse constante. Or on peut montrer que ces longueurs moyennes sont indépendantes des détails du modèle de marche pour une famille très large de marches aléatoires, englobant notamment toutes les marches diffusives (ces longueurs ne dépendent en particulier pas des variations spatiales de la fréquence de changement de direction et de la fonction de phase, cf. Sec. 3.4.2.4). Cette propriété d'invariance est exacte si l'incidence des fourmis dans la zone est uniforme et isotrope (c'est-à-dire que les positions d'incidence des fourmis sont distribuées uniformément sur la frontière de la zone et les directions d'incidence selon une loi lambertienne, ces deux conditions sont bien vérifiées ici car une fourmi arrivant à proximité du tas a la même probabilité d'arriver de tous les côtés et de toutes les directions) et s'il n'y a pas de disparition de fourmis au cours de leurs trajectoires. Ainsi, malgré la dépendance spatiale de la fréquence de changement de direction, une fourmi passe en moyenne autant de temps au centre du tas qu'avec une fréquence uniforme. Ceci n'est pas incompatible avec le fait que la plupart des fourmis ne pénètrent pas dans la zone centrale du tas : simplement, les rares fourmis qui le font y restent plus longtemps avant de ressortir. Le même mécanisme est à l'oeuvre dans l'exemple du nuage lorsque la surface terrestre est couverte par de la neige, ce qui explique l'observation commune qu'il ne fait, dans ces conditions, pas bien plus sombre avec un ciel couvert qu'avec un ciel dégagé. Ceci correspond au fait que la densité de photons (appelée irradiancie) dans la zone entre la surface terrestre et le nuage est la même qu'en l'absence de nuage car la longueur moyenne des trajectoires des photons dans cette zone est la même. En effet la propriété d'invariance est approximativement valable ici car le nuage et la neige absorbent tous les deux faiblement le rayonnement solaire visible (pas de disparition de photons), malgré le fait que la condition d'incidence uniforme et isotrope ne soit pas remplie puisque les photons arrivent sur le nuage dans la direction du soleil. Ceci nous a amené à conclure que le déplacement dans le processus d'agrégation ne peut pas être modélisé à l'aide d'une marche aléatoire diffusive mais que ce modèle de déplacement doit rendre compte de la modification de la longueur moyenne des trajectoires dans les zones de bord et dans les zones centrales des tas.

Nous avons alors envisagé l'emploi des modèles de suivi de bord qui avaient été utilisés jusqu'alors pour représenter le suivi de bords d'arènes ou d'obstacles circulaires chez les blattes et les fourmis (ces deux modèles seront présentés en détail dans les Secs. 3.5.1 et 3.5.2). Ils

consistent en une marche aléatoire diffusive mono-dimensionnelle le long d'une ligne de bord et une marche aléatoire diffusive bi-dimensionnelle en champ libre. Dans cette approche de modélisation on ajoute clairement une information concernant l'état de l'individu (suivi de bord ou champ libre) et on introduit un couplage entre les modèles représentant les différents états. De plus, les trajectoires de fourmis observées expérimentalement à proximité de bords de tas de cadavres (cf. Sec. 3.8.2) sont clairement bi-dimensionnelles et la marche mono-dimensionnelle ne permet donc pas de représenter les mécanismes comportementaux à l'oeuvre. Ce constat pourrait ne pas être un problème, mais lorsqu'il s'agit de représenter le suivi des bords des tas de cadavres émergents, cette approche de modélisation nécessite de définir explicitement une ligne de bord, ce qui devient problématique à partir d'un champ de cadavres quelconque. On pourrait par exemple utiliser une ligne iso-stimulus de bord s (le stimulus de bord s sera défini dans la Sec. 3.8.5.2) mais ceci impliquerait qu'une fourmi en train de suivre le bord soit capable de calculer la direction de cette ligne. D'autre part, l'observation expérimentale du suivi de bord de disques circulaires de différents diamètres (cf. Sec. 3.5.2) a montré que la longueur moyenne de suivi dépend de la courbure. Or dans le phénomène d'agrégation de cadavres, les tas ne sont pas circulaires et la courbure de toute éventuelle ligne de bord sera amenée à varier fortement et rapidement le long de cette ligne. La prise en compte d'un tel effet de courbure à l'aide d'une marche mono-dimensionnelle le long d'une ligne de bord n'est pas satisfaisante d'un point de vue cognitif car elle suggère que la fourmi estime la courbure du bord et ajuste en permanence sa direction de déplacement en fonction de cette courbure (ce qui correspond à des boucles sensori-motrices non triviales), alors que nous montrerons que le même effet apparent peut être obtenu avec des mécanismes beaucoup plus simples. Dans ce modèle de marche aléatoire mono-dimensionnelle, la fourmi suit la ligne de bord sur une certaine longueur avant de quitter ce bord (et monte sur le tas ou repart vers le champ libre). En restant dans le cadre des marches aléatoires sans mémoire, le paramètre important de ce modèle est la fréquence de départ associée à cet événement. La prise en compte de l'effet de la courbure d'un bord sur la longueur moyenne de suivi implique alors que cette fréquence soit une fonction de cette courbure (ce qui suggère que la fourmi soit capable de l'évaluer). Bien qu'il ne soit pas exclu qu'une fourmi soit effectivement capable d'estimer la courbure d'un cadavre (cette capacité perceptive a par exemple été mise en évidence pour la guêpe parasite qui utilise des capteurs rudimentaires présents dans les jointures des articulations [55, 56]), est-il nécessaire d'y faire appel pour expliquer le simple déplacement d'une fourmi le long d'un bord ? Nous avons préféré l'hypothèse que cette apparente sensibilité à la courbure du bord pourrait émerger d'un comportement plus simple de l'individu. Ceci remet en question l'approche mono-dimensionnelle et incite à considérer les marches aléatoires bi-dimensionnelles y compris à proximité des bords. En effet, celles-ci

font émerger automatiquement un effet de courbure : par exemple, pour une fourmi initialement alignée avec le bord, le simple fait que la fourmi se déplace en ligne droite pendant un libre parcours la conduit à s'approcher et donc à rester plus longtemps à proximité d'un bord convexe (par exemple le mur d'une arène circulaire), mais la conduit à s'éloigner et donc à rester moins longtemps à proximité d'un bord concave (par exemple un obstacle circulaire). Bien sûr on pourrait choisir de ne pas représenter ces détails de la marche et prendre en compte leur effet à une échelle d'observation plus grande par une marche mono-dimensionnelle équivalente (comme nous l'avons fait pour le modèle d'agrégation le long d'un bord dans le Chap. 2). Cependant une richesse de notre approche de modélisation est justement qu'elle met au premier plan la signification biologique des règles statistiques retenues dans le modèle et d'aller donc plus loin qu'un simple ajustement des données expérimentales (cf. Chap. 2) : ainsi nos choix de modélisation sont motivés en grande partie par l'objectif d'obtenir un modèle qui permette des interprétations aux niveaux sensori-moteur et cognitif (comme l'absence d'utilisation de la mémoire ou le caractère local de la perception du champ de cadavres). Or, un modèle mono-dimensionnel, dans lequel la sensibilité de la fréquence de départ d'une ligne de bord à la courbure du bord est un mécanisme essentiel alors que les observations pourraient être expliquées par des mécanismes plus simples et rien n'indique que les fourmis utilisent effectivement une information de type courbure pour le choix de leurs trajectoires, ne permet pas ce type d'interprétations. Ainsi nous avons choisi de modéliser le suivi de bord dans une logique entièrement bi-dimensionnelle en utilisant les marches aléatoires biaisées.

Notre première image du phénomène de suivi de bord a été un alignement des fourmis avec le bord et un déplacement le long de celui-ci [20], ce qui nous a incité à travailler avec des modèles de tropotaxie d'alignement : dans ces modèles, une fourmi près d'un bord a tendance à s'aligner avec ce bord à chaque fois qu'elle change de direction⁵. La présence et la proximité d'un bord sont repérées localement à partir du champ de cadavres par le stimulus de bord s (cf. Sec. 3.8.5.2). Cette tendance d'alignement correspond à une asymétrie de la fonction de phase $p_{\Theta}(\theta; \theta')$. En zone de bord ($s > s_t$) celle-ci est de la forme

$$p_{\Theta}(\theta; \theta') = \left[1 - P_{bord}(s)\right] p_{diff}(\theta - \theta') + P_{bord}(s) \delta\left(\theta - \theta_b + \text{sgn}(\theta_b) \frac{\pi}{2}\right) \quad (3.1)$$

où les angles sont définis dans l'intervalle $[pi; \pi[$ et sgn est la fonction signe. La fonction de

5. Nous utiliserons notamment un tel modèle de déplacement dans notre premier modèle d'agrégation décrit dans l'article fourni dans la Sec. 4.2. En raison de l'antériorité de ce travail, les définitions de la direction de bord θ_b et du stimulus de bord s sont un peu différentes de celles retenus pour la présentation finale dans ce chapitre.

phase est donc une combinaison linéaire de la fonction de phase diffusive en champ libre, p_{diff} (qui est symétrique autour de la direction de déplacement θ' avant le changement de direction, cf. sa définition dans la Sec. 3.4.2), et une distribution de Dirac δ centrée en la direction tangentielle au bord la plus proche de la direction incidente ($\theta_b - \frac{\pi}{2}$ ou $\theta_b + \frac{\pi}{2}$). La probabilité $P_{bord}(s)$ que la fourmi s'aligne avec le bord est une fonction du stimulus de bord s . Dans ce modèle une fourmi ne peut s'aligner avec le bord que si elle change de direction au cours de la traversée de la zone de bord. Ainsi, pour qu'un nombre suffisant de fourmis se mette à suivre le bord, la fréquence de changement de direction ν doit être plus grande dans la zone de bord que sa valeur ν_l en champ libre. ν est donc aussi une fonction de s :

$$\nu(s) = \frac{\nu_l}{1 - \alpha(s)} \quad (3.2)$$

$P_{bord}(s)$ et $\alpha(s)$ sont toutes les deux des fonctions croissantes du stimulus de bord s , nulles en absence de bord ($s < s_t$) et vérifiant $|P_{bord}(s)| < 1$ ainsi que $|\alpha(s)| < 1$. Plusieurs raisons nous ont ultérieurement amené à abandonner ce modèle : d'une part, une analyse détaillée des données expérimentales nous a indiqué que l'image d'un alignement des fourmis avec le bord, tout comme celle d'un déplacement sur une ligne de bord, n'était pas très pertinente : En effet la distribution des directions de déplacement dans la zone de bord est quasiment isotrope (cf. Figs. 3.25-3.28). D'autre part ce modèle peine à rendre compte du déplacement autour d'un bord convexe : En effet, en choisissant à chaque changement de direction la direction tangentielle, un marcheur près du bord traverse systématiquement un tel bord ce qui est contredit par les observations expérimentales. Pour empêcher ceci il faut utiliser une condition aux limites de réflexion qui est alors un élément essentiel supplémentaire du modèle. Le grand nombre de mécanismes impliqués rend ce modèle difficile à interpréter. Enfin, les limites de ce modèle apparaissent aussi en comparant les longueurs moyennes de suivi de bord $\langle L \rangle$ autour de disques de différents rayons prédites par ce modèle aux prédictions d'une marche de Pearson. Cette comparaison montre que, s'il est vrai que ce modèle prédit un suivi de bord pour des grands disques (c'est-à-dire que $\langle L \rangle$ est plus grande avec ce modèle qu'avec la marche de Pearson), il n'en prédit par pour des disques plus petits. Or nos expériences avec un cadavre isolé montrent qu'il y a aussi suivi de bord dans ces configurations (cf. Sec. 3.8.2).

Ceci nous a finalement amené à proposer un modèle de klinotaxie d'accumulation, proche du modèle de chimiotaxie chez les bactéries *E. coli* (que nous détaillerons dans la Sec. 3.5.3). Le mécanisme fondamental de ce modèle, qui fait émerger le suivi de bord, est une asymétrie de la fréquence de changement de direction $\nu(\theta)$: lorsque le marcheur est orienté vers le bord, il change de direction avec la même fréquence ν_l qu'en absence de bord mais lorsqu'il

est dirigé en sens opposé, sa fréquence de changement de direction est plus élevée. Ce modèle séduit par sa simplicité conceptuelle, puisqu'il fait appel à un seul mécanisme spécifique à la situation de suivi de bord (l'asymétrie de la fréquence de changement de direction), alors que plusieurs mécanismes sont indispensables dans la marche aléatoire à fonction de phase asymétrique (l'asymétrie de la fonction de phase et sa dépendance au stimulus de bord s , la dépendance de la fréquence de changement de direction à s et la condition aux limites de réflexion). Outre les avantages résultant de cette simplicité pour l'analyse du modèle, le fait que le modèle n'appelle pas un ensemble de mécanismes comportementaux spécifiques au suivi de bord est aussi un argument fort d'un point de vue biologique.

Notre démarche de modélisation du suivi de bord illustre aussi une difficulté d'ordre méthodologique à laquelle est confronté le modélisateur. Bien que les mécanismes impliqués dans une tropotaxie et une klinotaxie soient très différents (un biais directionnel de la fonction de phase vs. un biais directionnel de la fréquence de changement de direction) le choix entre ces deux types de modèles a été très difficile. En effet du point de vue expérimental au niveau de l'individu, il n'est pas possible de conclure simplement sur l'une ou l'autre des hypothèses : caractériser une fréquence de changement de direction et une fonction de phase est souvent très subtil et doit se faire de façon couplée et cohérente. Ceci vient du fait qu'il n'y a pas en pratique de trajectoire parfaitement droite et que les changements de direction restent assez difficiles à définir du fait des fluctuations intrinsèques au déplacement de la fourmi. Nous avons déjà abordé cette difficulté (l'impossibilité de valider expérimentalement certains éléments du modèle) dans le Chap. 2 avec l'exemple de la perception des cadavres par une fourmi. Même si le choix n'est pas argumenté directement au niveau expérimental sur le comportement de l'individu, il n'en reste pas moins que les modèles fournissent des prédictions sur des observables de plus haut niveau (par exemple la distribution angulaire des fourmis, la répartition spatiale des fourmis et l'effet de la courbure sur les longueurs de suivi de bords concaves et convexes) qui sont très différentes d'un comportement à l'autre et qui incitent fortement à choisir un comportement de type klinotaxie.

Dans les sections suivantes, nous présenterons d'abord quelques concepts essentiels de la physique statistique associés aux marches aléatoires. Ceci nous permettra ensuite de reprendre de façon plus détaillée trois exemples de la littérature qui ont joué un rôle important dans notre démarche de modélisation du suivi de bord avant de présenter le modèle lui-même.

3.4 Les marches aléatoires

3.4.1 La marche aléatoire sans mémoire à vitesse constante

Dans cette section nous établirons quelques propriétés des modèles de marche aléatoire sans mémoire à vitesse constante. Ceci nous permet aussi d'aborder quelques concepts importants de la physique statistique du transport linéaire sur lesquels nous nous appuierons dans la suite du chapitre. Ensuite, nous considérerons dans la section suivante le cas particulier de la marche aléatoire de Pearson, qui sera dans la suite du chapitre le modèle de référence auquel nous comparerons les observations expérimentales et notre modèle de suivi de bord.

Nous définissons la marche aléatoire sans mémoire à vitesse constante par les hypothèses suivantes :

- Le marcheur avance en ligne droite sur des libres parcours.
- Lorsque le marcheur change de direction, son changement de direction est instantané.
- La longueur d'un libre parcours est indépendante de la direction de déplacement.
- Le marcheur n'utilise pas ses capacités de mémorisation lors du choix de sa trajectoire, c'est-à-dire pour choisir l'instant d'un changement de direction et la nouvelle direction de déplacement.
- Les marcheurs se déplacent tous à la même vitesse (module de vitesse) constante.

Pour les besoins de la présente étude, nous nous restreignons à un espace géométrique bi-dimensionnel⁶. Nous signalerons au cours de notre présentation les moments où les différentes hypothèses formulées ci-dessus seront nécessaires.

3.4.1.1 Traduction statistique de l'absence de mémoire

L'hypothèse que le marcheur ne fait pas appel à ses capacités de mémorisation lors du choix de sa trajectoire est appelé l'"hypothèse d'absence de mémoire", ou "absence d'utilisation de la mémoire", ou encore "hypothèse de décorrélation temporelle". Dans cette section nous montrerons les implications de cette hypothèse pour la distribution des libres parcours et pour la fonction de phase. Nous commencerons par établir la distribution des libres parcours résultant de cette hypothèse dans le cas restreint où le marcheur n'utilise aucun repère

6. Tous les résultats établis, ainsi que toutes les grandeurs introduites, peuvent aussi être obtenus de façon équivalente en dimension supérieure.

extérieur à lui, que ce soit un repère de direction ou un repère de position⁷, puis nous indiquerons ce qui est différent dans les cas où de tels repères existent.

Une traduction formelle de l'hypothèse d'absence de mémoire peut être obtenue de la façon suivante : Notons $P_T(t)$ la probabilité qu'entre l'instant initial 0 et un instant $t > 0$ un marcheur n'ait pas changé de direction. L'absence d'utilisation de la mémoire conduit à la propriété suivante : pour tout $t_1 \in \mathbb{R}^+$ et tout $t_2 \in \mathbb{R}^+$,

$$P_T(t_1 + t_2) = P_T(t_1)P_T(t_2) \quad (3.3)$$

En effet, si on note A l'évènement "le marcheur n'a pas changé de direction entre les instants 0 et t_1 " et B l'évènement "le marcheur n'a pas changé de direction entre t_1 et $t_1 + t_2$ " alors $P_T(t_1 + t_2)$ est par définition la probabilité que A et B soient vrais, ce qui donne (avec les notations usuelles de la théorie des probabilités)

$$P_T(t_1 + t_2) = \mathcal{Proba}(A \cap B) = \mathcal{Proba}(A)\mathcal{Proba}(B|A) \quad (3.4)$$

où $\mathcal{Proba}(B|A)$ est la probabilité conditionnelle que B soit vrai sachant que A est vrai. Mais l'absence de mémoire nous permet d'affirmer que le comportement du marcheur entre t_1 et $t_1 + t_2$ est indépendant de son comportement précédent, c'est à dire que B est indépendant de A . On en conclut

$$\mathcal{Proba}(B|A) = \mathcal{Proba}(B) \quad (3.5)$$

L'absence de repère extérieur de direction ou de position nous permet également d'affirmer que la probabilité que le marcheur ne change pas de direction entre t_1 et $t_1 + t_2$ est indépendante du lieu où il se trouve à t_1 et donc qu'elle est indépendante de t_1 ; elle ne dépend que de la durée de l'intervalle de temps, c'est à dire de t_2 . On peut alors prendre $t_1 = 0$ pour écrire $\mathcal{Proba}(B) = P_T(t_2)$. De plus, par définition $\mathcal{Proba}(A) = P_T(t_1)$. Les Eqs. 3.4 et 3.5 conduisent donc bien à l'Eq. 3.3.

Pour être compatible avec l'Eq. 3.3 quelque soient t_1 et t_2 , la fonction P_T doit être de forme exponentielle et comme P_T doit être décroissante, de par sa définition, nous en concluons qu'il existe $\alpha \in \mathbb{R}^-$ tel que $P_T(t) = \exp(\alpha t)$. Nous introduisons alors $\tau = -\frac{1}{\alpha}$, positif, et nous retenons

$$P_T(t) = \exp\left(-\frac{t}{\tau}\right) \quad (3.6)$$

7. L'absence de repère de direction extérieur au marcheur implique que la distribution des libres parcours et la fonction de phase sont indépendantes de la direction de déplacement. L'absence de repère de position extérieur implique qu'elles sont indépendantes de la position du marcheur.

La distribution, ou densité de probabilité, des libres temps t correspond à la dérivée temporelle de la probabilité $1 - P_T(t)$ qu'un marcheur ait changé de direction entre les instants 0 et t et s'écrit donc

$$p_T(t) = \frac{1}{\tau} \exp\left(-\frac{t}{\tau}\right) \quad (3.7)$$

On montre facilement que l'espérance de la variable aléatoire T est τ . τ est la durée moyenne d'un pas, aussi appelée *libre temps moyen* mais nous utilisons essentiellement dans cette thèse la *fréquence de changement de direction* $\nu = \frac{1}{\tau}$. Pour λ on utilise également le vocabulaire de *libre parcours moyen* et le rapport $k = \frac{1}{\lambda}$ est appelé *coefficient d'extinction*, ou dans notre cas *coefficient d'extinction par changement de direction*.

Comme le marcheur se déplace à module de vitesse constant, nous pouvons traduire ce résultat en termes géométriques en introduisant la probabilité $P_L(l)$ que le marcheur parcourt au moins une distance l sans changer de direction. Cette nouvelle probabilité est égale à $P_T(t)$ pour $l = ct$ ce qui conduit à

$$P_L(l) = \exp\left(-\frac{l}{\lambda}\right) \quad (3.8)$$

avec $\lambda = c\tau$. De la même façon la densité de probabilité correspondante s'écrit

$$p_L(l) = \frac{1}{\lambda} \exp\left(-\frac{l}{\lambda}\right) \quad (3.9)$$

Ces résultats restent valables en présence de repères extérieurs de direction ou de position si l'on raisonne sur des intervalles de temps $[0, t_1]$ et $[t_1, t_2]$ infinitésimaux, ce qui sera nécessaire lorsque nous voudrons établir l'équation de transport. La fréquence de changement de direction $\nu(\mathbf{x}, \theta)$ et le libre parcours moyen $\lambda(\mathbf{x}, \theta)$ sont dans ce cas des fonctions de la position \mathbf{x} et de la direction de déplacement θ .

On référence communément l'Eq. 3.8 comme la *loi d'atténuation de Beehr*. On peut associer à ces descriptions l'image suivante : si on considère un nombre N_0 de fourmis se déplaçant dans une direction donnée à l'instant t_0 , alors le nombre de ces fourmis qui, après un temps t , n'ont pas encore changé de direction est à la limite $N_0 \rightarrow +\infty$

$$N(t) = N_0 \exp(-\nu t) \quad (3.10)$$

Si on imagine que les N_0 fourmis sont parties d'un même point dans une même direction alors on interprète $\exp(-\nu t)$ comme l'atténuation du "faisceau" de fourmis. Cette image sera bien sûr plus proche d'expériences effectives lorsqu'il sera question par exemple de l'atténuation

d'un faisceau de photons dans un milieu diffusant (atténuation de la lumière d'un phare de voiture par un brouillard). Quelque soit le contexte, cette image restera utile lors des tentatives de compréhension des mécanismes de transfert à des échelles grandes devant le libre parcours moyen. Par ailleurs elle correspond assez étroitement à l'intuitif associé aux courbes de survie communément employées lors de l'analyse statistique du comportement en biologie animale. Les Figs. 3.1 et 3.2 reproduisent des exemples de telles courbes de survie. Elles illustrent notamment à quel point l'hypothèse d'absence d'utilisation de la mémoire peut être pertinente lors de la modélisation du déplacement des fourmis, dont les capacités de mémorisation sont par ailleurs clairement mises en évidence dans d'autres comportements. Ces figures montrent aussi que l'on retrouve des courbes de survie du même type (atténuation exponentielle) pour des espèces très variées (des exemples sont données pour des termites, des blattes, des abeilles, des araignées et des moutons) et pour des comportements différents du déplacement (dépôt de cadavres, creusage de tunnels, tissage de soie, etc.). On retrouve aussi des courbes de survie comparables pour les comportements d'animaux de niveaux cognitifs très élevés ainsi que chez l'homme lors de l'étude des déplacements urbains, des comportements de foule, de l'émergence de réseaux muletiers, etc.

Puisque nous considérons des marches aléatoires à module de vitesse constant, toute l'information de la distribution des vecteur vitesse \mathbf{v} est contenue dans la direction du vecteur vitesse (notée ω) qui peut dans un espace bi-dimensionnel être simplement repérée par l'angle θ formé par ω avec un axe d'un repère fixe extérieur au marcheur. L'hypothèse d'absence de mémoire permet de simplifier cette fonction de phase puisqu'elle implique que la probabilité de choisir une direction θ ne dépend que de la direction du marcheur directement avant le changement de direction θ' et de la direction θ elle-même (mais pas des directions antérieures). Ainsi nous notons la fonction de phase $p_{\Theta}(\theta; \theta', \mathbf{x})$ ⁸, où \mathbf{x} représente le vecteur position.

3.4.1.2 Description continue et description macroscopique

Fonction de distribution, densité et flux. On considère un seul marcheur et nous notons $f(\mathbf{x}, \theta, t)$ la densité de probabilité que le marcheur soit à la position \mathbf{x} et se déplace selon l'angle θ à l'instant t . Ainsi $f(\mathbf{x}, \theta, t)d\mathbf{x}d\theta$ est la probabilité qu'à l'instant t le marcheur soit situé dans la surface élémentaire $d\mathbf{x}$ autour de \mathbf{x} avec un angle dans $d\theta$ autour de θ (voir

8. A cause de la dépendance à la direction du marcheur directement avant le changement de direction θ' , les modèles utilisant une telle dépendance à θ' sont aussi communément appelés des marches aléatoires corrélées.

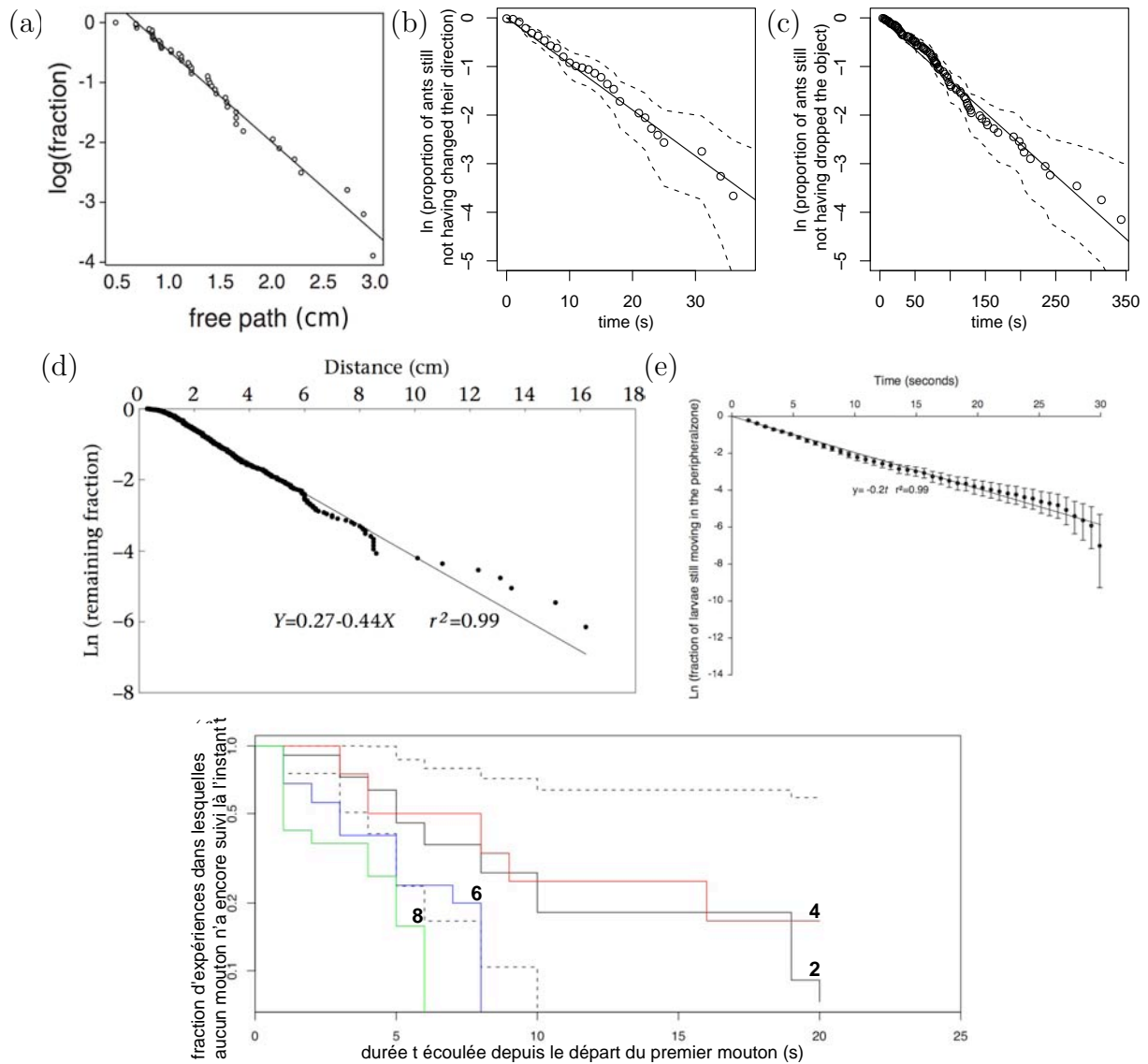


FIGURE 3.1: L'absence de mémoire en biologie des comportements collectifs (1). (a) Durée entre deux changements de direction successifs d'une fourmi *Messor Sancta* se déplaçant dans une arène expérimentale bi-dimensionnelle à une température de 25°C (Fig. 1 de [57]). (b) Durée entre deux demi-tours successifs d'une fourmi *Messor Sancta* se déplaçant le long du bord d'une arène circulaire (n=78 évènements, Fig. 4a de l'article du Chap. 2). (c) Durée écoulée avant de déposer le cadavre transporté pour une fourmi *Messor Sancta* dans une arène vide (n=127, Fig. 4b de l'article du Chap. 2). (d) Durée avant de quitter la zone de bord ou s'arrêter pour une blatte *Blattella germanica* se déplaçant le long du bord d'une arène circulaire (n=1418, Fig. 3 de [43]). (e) Distance entre deux points successifs d'accrochage du fil de soie lors du tissage chez les araignées *Larinioides cornutus* (n=468, Fig. 4 de [58]). (f) Durée entre l'instant de départ du premier mouton d'un groupe de moutons *Merino* (*Ovis Aries*) arrêtés et l'instant de son suivi par un deuxième mouton (en fonction de la taille du groupe, n=7 pour les groupes de 2, 6 et 8 moutons et n=11 pour le groupe de 4 moutons, ces données correspondent au travail décrit par Pillot et coll. [59]). La forme exponentielle de ces courbes de survie sur plusieurs décades suggère que ces animaux n'utilisent pas de capacités de mémorisation (individuelles) pour exécuter les tâches décrites.

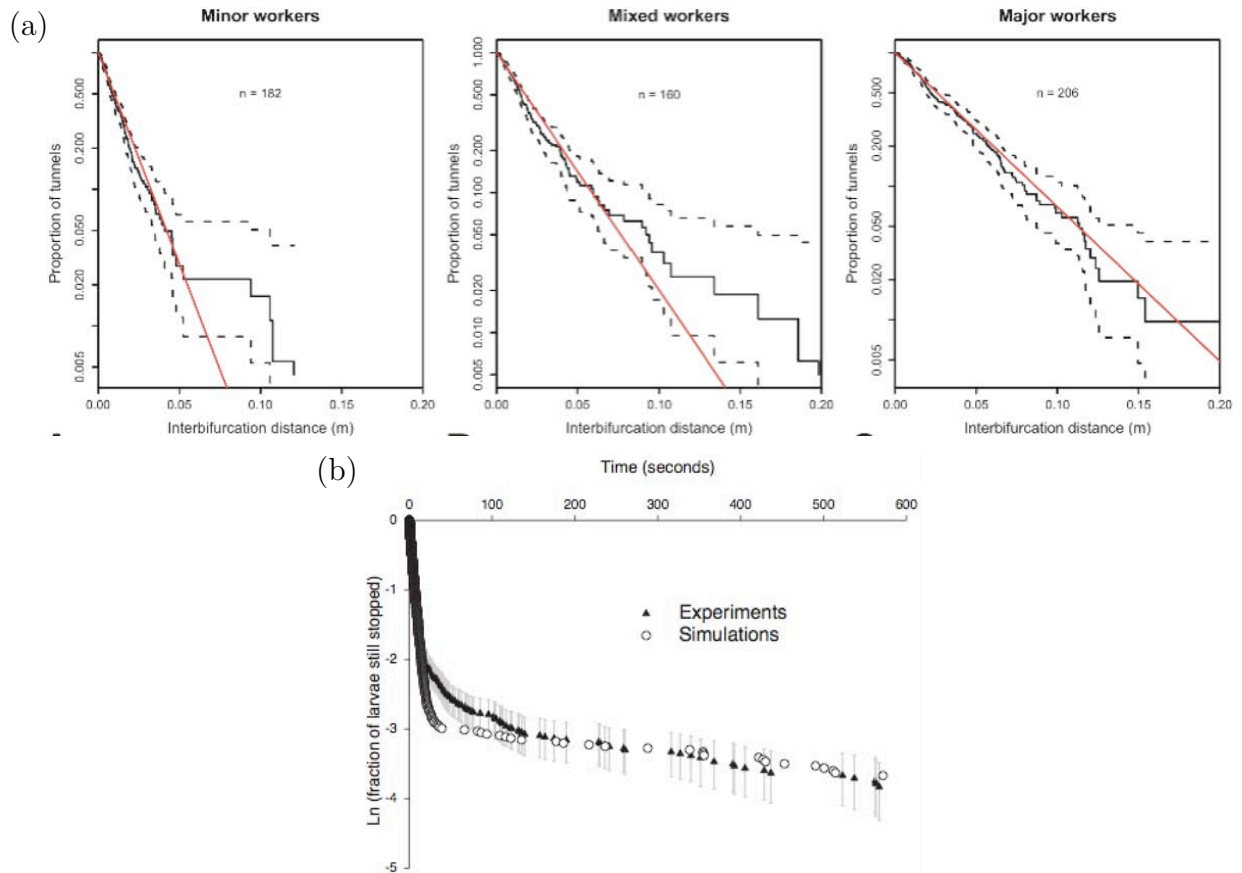


FIGURE 3.2: L'absence de mémoire en biologie des comportements collectifs (2). La superposition de plusieurs processus différents, ou de plusieurs individus se comportant différemment, conduit à une courbe de survie non exponentielle et donc l'apparence d'une mémoire. (a) Distance entre deux points de bifurcation successifs dans les réseaux de tunnels construits par des termites *Velocitermes heteropterus*. Lorsque l'on considère le groupe d'ouvriers mineurs seul (à gauche, $n=182$) ou celui d'ouvriers majeurs seul (droite, $n=206$), la distribution est proche d'une exponentielle (Fig. 3 de [60]). Lorsque les deux groupes sont mélangés (au milieu, $n=160$) on observe la superposition des deux exponentielles. (b) Durée avant la remise en mouvement d'une blatte *Blattella germanica* arrêtée ($n=1060$, Fig. 2 de [43]). Cette courbe de survie peut être interprétée comme la superposition de deux exponentielles, correspondant à un état d'arrêt court et un autre état d'arrêt beaucoup plus long. Un exemple très similaire est la transition entre des tâches différentes lors de la construction du nid chez les abeilles *Lasioglossum (Ctenonomia) NDA-1* et *Lasioglossum (Chilalictus) hemichalceum* [61]. Une abeille peut creuser la terre au bout du tunnel, transporter les particules de terre excavées le long du tunnel ou être assise à l'entrée du tunnel pour garder le nid. Les auteurs observent aussi la superposition de deux exponentielles traduisant l'existence de deux états comportementaux "l'abeille est assise à l'entrée" ayant des durées moyennes très différentes.

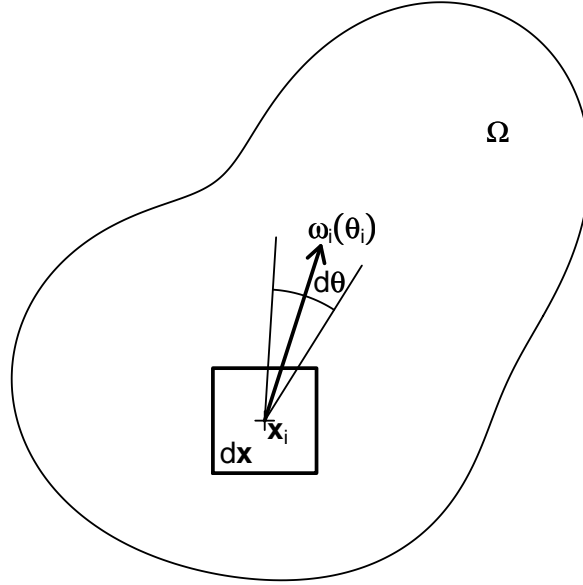


FIGURE 3.3: Illustration de la définition de la fonction de distribution $f(\mathbf{x}, \theta, t)$. Le vecteur \mathbf{x}_i définit une position sur la surface et $d\mathbf{x}$ est une surface élémentaire autour de cette position. Le vecteur $\omega_i(\theta_i)$ est un vecteur unitaire correspondant à la direction définie par l'angle θ_i et $d\theta$ est un angle élémentaire autour de cette direction. D'un point de vue statistique, l'événement considéré (indiqué i) est une trajectoire de déplacement conduisant, à l'instant t , la fourmi à la position $\mathbf{x}_i(t)$, dans la direction $\omega_i(t)$ (correspondant à l'angle $\theta_i(t)$). $f(\mathbf{x}, \theta, t)d\mathbf{x}d\theta$ est la probabilité que $\mathbf{x}_i(t) \in d\mathbf{x}$ et $\theta_i(t) \in d\theta$.

Fig. 3.3). La fonction f est communément appelée *fonction de distribution*⁹. Notons ensuite $\eta(\mathbf{x}, t)$ la densité de probabilité que le marcheur suivi soit à la position \mathbf{x} à t , indépendamment de sa direction de déplacement. $\eta(\mathbf{x}, t)d\mathbf{x}$ est donc la probabilité qu'à t le marcheur soit dans $d\mathbf{x}$ autour de \mathbf{x} , quel que soit θ , ce qui conduit à :

$$\eta(\mathbf{x}, t)d\mathbf{x} = \int_{-\pi}^{+\pi} f(\mathbf{x}, \theta, t)d\mathbf{x}d\theta \quad (3.11)$$

et donc

$$\eta(\mathbf{x}, t) = \int_{-\pi}^{+\pi} f(\mathbf{x}, \theta, t)d\theta \quad (3.12)$$

On note enfin

$$\mathbf{j}(\mathbf{x}, t) = \int_{-\pi}^{+\pi} f(\mathbf{x}, \theta, t)c\omega(\theta)d\theta \quad (3.13)$$

⁹. $f(\mathbf{x}, \theta, t)$ est plus généralement défini pour un grand nombre de marcheurs, auquel cas ce n'est plus directement une densité de probabilité dans l'espace des phases (\mathbf{x}, θ) .

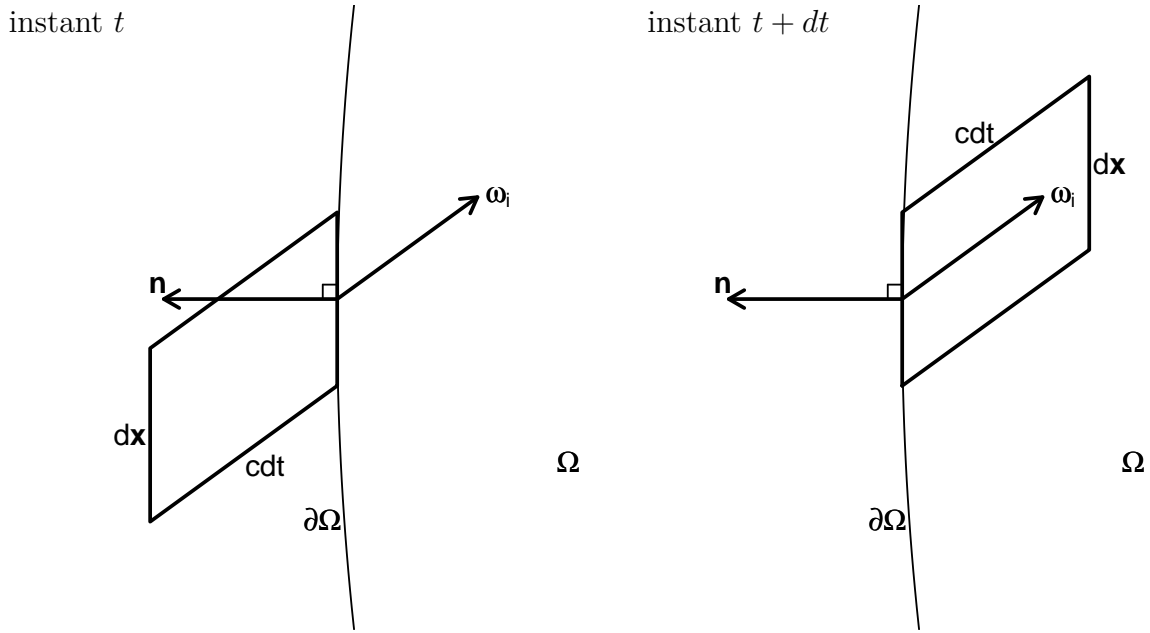


FIGURE 3.4: Illustration de l'interprétation du flux net de probabilité de présence \mathbf{j} indiquée dans le texte. Ω est une surface qui est délimitée par une frontière linéique fixe $\partial\Omega$. Les marcheurs contenus à l'instant t dans le trapèze autour du point \mathbf{x}_i de la frontière dessiné sur la figure de gauche (et donc à l'extérieur de Ω) et se déplaçant dans la direction ω_i se retrouvent à l'instant $t + dt$ dans le même trapèze translaté de $c dt \omega_i$ dessiné sur la figure de droite (et donc à l'intérieur de Ω). Ainsi la surface $d\mathbf{x} c dt \|\omega_i \cdot \mathbf{n}\|$ du trapèze correspond à l'ensemble des positions que peut occuper à l'instant t un marcheur se déplaçant avec la direction ω_i s'il rentre dans Ω en traversant l'élément de frontière $d\mathbf{x}$ (de normale sortante \mathbf{n}) entre t et $t + dt$.

où $\omega(\theta)$ est le vecteur unitaire dans la direction définie par l'angle θ ($c\omega(\theta)$ est donc le vecteur vitesse du marcheur). Pour donner un sens à ce vecteur $\mathbf{j}(\mathbf{x}, t)$, considérons une zone Ω de l'espace géométrique. Ω est délimité par une frontière linéique fixe $\partial\Omega$ (voir Fig. 3.4). On peut alors interpréter \mathbf{j} comme une densité linéique de flux de probabilité de présence en montrant que la probabilité $\mathcal{P}_\Omega(t)$ que le marcheur soit dans Ω à t vérifie la propriété suivante : pour deux instants t_1 et $t_2 > t_1$,

$$\mathcal{P}_\Omega(t_2) - \mathcal{P}_\Omega(t_1) = \int_{t_1}^{t_2} dt \int_{\partial\Omega} d\mathbf{x} \mathbf{j}(\mathbf{x}, t) \cdot \mathbf{n}(\mathbf{x}) \quad (3.14)$$

où \mathbf{x} est ici un point courant sur la frontière $\partial\Omega$ ($d\mathbf{x}$ est donc une différentielle de longueur le long de la frontière) et $\mathbf{n}(\mathbf{x})$ est le vecteur unitaire normal à $\partial\Omega$ en \mathbf{x} , sortant de Ω . En effet $d\mathbf{x} c dt \|\omega(\theta) \cdot \mathbf{n}(\mathbf{x})\|$ est la surface correspondant à l'ensemble des positions que peut occuper

le marcheur à l'instant t s'il traverse l'élément de frontière $d\mathbf{x}$ avec l'angle θ entre t et $t + dt$. De par la définition de f , $f(\mathbf{x}, \theta, t)d\mathbf{x} c dt \|\boldsymbol{\omega}(\theta) \cdot \mathbf{n}(\mathbf{x})\| d\theta$ est la probabilité que le marcheur soit dans cet élément de surface à l'instant t avec un angle dans $d\theta$ centré en θ ; il s'agit donc de la probabilité que le marcheur traverse $d\mathbf{x}$ pendant dt avec un angle dans $d\theta$. Il s'agit d'une augmentation de la probabilité d'être dans Ω pour les directions entrantes et d'une diminution pour les directions sortantes. En enlevant la valeur absolue du produit scalaire on obtient une grandeur signée qui permet d'écrire (en sommant sur tous les instants, sur tous les points de la frontière et sur tous les angles)

$$\mathcal{P}_\Omega(t_2) - \mathcal{P}_\Omega(t_1) = \int_{t_1}^{t_2} dt \int_{\partial\Omega} d\mathbf{x} \int_{-\pi}^{+\pi} d\theta f(\mathbf{x}, \theta, t) c \boldsymbol{\omega}(\theta) \cdot \mathbf{n}(\mathbf{x}) \quad (3.15)$$

ce qui est bien compatible avec les Eqs. 3.13 et 3.14. On retient donc que f est une densité de probabilité de présence pour une direction donnée, η une densité de probabilité de présence indépendamment de la direction de déplacement, et \mathbf{j} une densité de flux net de probabilité de présence résultant de toutes les directions de déplacement. Dans la suite de ce chapitre nous considérerons parfois une population d'un grand nombre de marcheurs. Nous utiliserons alors la densité de marcheurs η et la densité de flux de marcheurs \mathbf{j} comme des stricts équivalents de la densité de probabilité de présence et de la densités de flux de probabilité lorsque l'on considère un seul marcheur, à condition que les marcheurs n'interagissent pas entre eux.

Équation de transport. L'équation d'évolution de la fonction de distribution f est appelée "équation de transport", "équation cinétique" ou encore parfois "équation de Boltzmann" (même si ce dernier terme ne désigne *stricto sensu* que l'équation de transport établie par Boltzmann pour décrire les particules d'un gaz dilué).

Pour établir l'équation de transport correspondant au modèle de la marche aléatoire présenté ci-dessus, commençons par définir la probabilité $\mathcal{P}_{\Omega, \theta_1, \theta_2}(t)$ qu'à l'instant t le marcheur soit située en un point de la surface Ω avec un angle θ dans l'intervalle $[\theta_1, \theta_2]$. La définition de f permet d'écrire

$$\mathcal{P}_{\Omega, \theta_1, \theta_2}(t) = \int_{\Omega} d\mathbf{x} \int_{\theta_1}^{\theta_2} d\theta f(\mathbf{x}, \theta, t) \quad (3.16)$$

et si Ω , θ_1 et θ_2 sont indépendants du temps on peut dériver cette équation par rapport au temps et obtenir

$$\mathcal{P}'_{\Omega, \theta_1, \theta_2}(t) = \int_{\Omega} d\mathbf{x} \int_{\theta_1}^{\theta_2} d\theta \frac{\partial f}{\partial t} \quad (3.17)$$

Par ailleurs, en procédant comme lors de l'établissement de l'Eq. 3.15, l'évolution temporelle

de $\mathcal{P}_{\Omega, \theta_1, \theta_2}$ peut être reliée au champs de f de la façon suivante :

$$\begin{aligned} \mathcal{P}_{\Omega, \theta_1, \theta_2}(t_2) - \mathcal{P}_{\Omega, \theta_1, \theta_2}(t_1) &= \int_{t_1}^{t_2} dt \int_{\partial\Omega} d\mathbf{x} \int_{\theta_1}^{\theta_2} d\theta f(\mathbf{x}, \theta, t) c\boldsymbol{\omega}(\theta) \cdot \mathbf{n}(\mathbf{x}) \\ &- \int_{t_1}^{t_2} dt \int_{\Omega} d\mathbf{x} \int_{\theta_1}^{\theta_2} d\theta \nu(\theta, \mathbf{x}) f(\mathbf{x}, \theta, t) \\ &+ \int_{t_1}^{t_2} dt \int_{\Omega} d\mathbf{x} \int_{\theta_1}^{\theta_2} d\theta \int_0^{2\pi} d\theta' \nu(\theta', \mathbf{x}) f(\mathbf{x}, \theta', t) p_{\Theta}(\theta; \theta', \mathbf{x}) \end{aligned} \quad (3.18)$$

Le premier terme du membre de droite est semblable à celui de l'Eq. 3.15 et traduit le flux net de probabilité de présence à travers la frontière en ne considérant que les fourmis se déplaçant selon un angle $\theta \in [\theta_1, \theta_2]$. Le second terme traduit la diminution de $\mathcal{P}_{\Omega, \theta_1, \theta_2}$ associée au fait que sur un intervalle de temps infinitésimal dt , selon notre modèle (distribution exponentielle des libres parcours), la probabilité que le marcheur change de direction $1 - \exp(-\nu(\mathbf{x}, \theta)dt)$ ¹⁰ est égale à $\nu(\mathbf{x}, \theta)dt$. Ainsi, sachant que $f(\mathbf{x}, \theta, t)d\mathbf{x}d\theta$ est la probabilité que le marcheur se trouve dans $d\mathbf{x}$ avec un angle dans $d\theta$ à t , le produit $\nu(\mathbf{x}, \theta)f(\mathbf{x}, \theta, t)d\mathbf{x}d\theta$ est la probabilité que le marcheur change de direction dans $d\mathbf{x}$, avec un angle initial dans $d\theta$, pendant dt . En intégrant sur $[t_1, t_2]$, sur Ω et sur $[\theta_1, \theta_2]$ on établit donc qu'au signe près le second terme du membre de droite de l'Eq. 3.18 correspond à la probabilité que le marcheur soit dans Ω avec un angle dans $[\theta_1, \theta_2]$ et change de direction dans l'intervalle de temps $[t_1, t_2]$ ¹¹. Le troisième terme du membre de droite est une contribution positive à l'évolution de $\mathcal{P}_{\Omega, \theta_1, \theta_2}$ durant l'intervalle de temps considéré qui s'interprète de façon très similaire : $f(\mathbf{x}, \theta', t)d\mathbf{x}d\theta'$ est la probabilité que le marcheur soit dans $d\mathbf{x}$ avec un angle dans $d\theta'$ à t , $\nu(\mathbf{x}, \theta)dt$ est la probabilité qu'il change de direction pendant dt et $p_{\Theta}(\theta; \theta', \mathbf{x})d\theta$ est la probabilité que sa nouvelle direction corresponde à un angle dans $d\theta$, ce qui fait que ce terme correspond à la probabilité que le marcheur soit dans Ω et rejoigne une direction dans $[\theta_1, \theta_2]$ pendant l'intervalle de temps $[t_1, t_2]$.

A partir de l'Eq. 3.17 et de l'Eq. 3.18 (transformée en une dérivée temporelle) on obtient

$$\int_{\Omega} d\mathbf{x} \int_{\theta_1}^{\theta_2} d\theta \frac{\partial f}{\partial t} = \int_{\partial\Omega} d\mathbf{x} \int_{\theta_1}^{\theta_2} d\theta f c\boldsymbol{\omega} \cdot \mathbf{n} - \int_{\Omega} d\mathbf{x} \int_{\theta_1}^{\theta_2} d\theta \nu f + \int_{\Omega} d\mathbf{x} \int_{\theta_1}^{\theta_2} d\theta \int_0^{2\pi} d\theta' \nu' f' p_{\Theta} \quad (3.19)$$

On utilise alors le théorème de Gauss pour transformer le premier terme du membre de

10. A la limite infinitésimale on peut négliger la variation de $\nu(\mathbf{x}, \theta)$ pendant dt .

11. Il est important de noter que lors du changement de direction le marcheur peut choisir un nouvel angle qui est encore dans l'intervalle $[\theta_1, \theta_2]$ et que par conséquent la probabilité qu'un tel événement ait lieu ne se traduit pas effectivement par une diminution de $\mathcal{P}_{\Omega, \theta_1, \theta_2}$. Cependant dans l'Eq. 3.18 tous les changements de direction sont comptés comme des contributions négatives car les changements de direction restant dans l'intervalle $[\theta_1, \theta_2]$ seront également comptés comme des contributions positives dans le troisième terme du membre de droite et que les deux contributions se compensent rigoureusement.

droite,

$$\int_{\Omega} d\mathbf{x} \int_{\theta_1}^{\theta_2} d\theta \frac{\partial f}{\partial t} = - \int_{\Omega} d\mathbf{x} \nabla \left(\int_{\theta_1}^{\theta_2} d\theta f c \boldsymbol{\omega} \right) - \int_{\Omega} d\mathbf{x} \int_{\theta_1}^{\theta_2} d\theta \nu f + \int_{\Omega} d\mathbf{x} \int_{\theta_1}^{\theta_2} d\theta \int_0^{2\pi} d\theta' \nu' f' p_{\Theta} \quad (3.20)$$

et comme cette équation intégrale est vraie pour tout Ω , elle est vraie localement ce qui conduit à

$$\int_{\theta_1}^{\theta_2} d\theta \frac{\partial f}{\partial t} = - \nabla \left(\int_{\theta_1}^{\theta_2} d\theta f c \boldsymbol{\omega} \right) - \int_{\theta_1}^{\theta_2} d\theta \nu f + \int_{\theta_1}^{\theta_2} d\theta \int_0^{2\pi} d\theta' \nu' f' p_{\Theta} \quad (3.21)$$

Enfin on inverse la divergence et l'intégrale angulaire (les variables \mathbf{x} et θ sont indépendantes) et on affirme que l'équation doit être vraie pour tout intervalle $[\theta_1, \theta_2]$, donc qu'elle est vraie localement en θ . On aboutit ainsi à l'équation de transport :

$$\frac{\partial f}{\partial t} = - \nabla (f c \boldsymbol{\omega}) - \nu f + \int_0^{2\pi} d\theta' \nu' f' p_{\Theta} \quad (3.22)$$

En réarrangeant les termes, on obtient la forme usuelle de l'équation de transport :

$$\frac{\partial f}{\partial t} + \nabla (f c \boldsymbol{\omega}) = - \nu f + \int_0^{2\pi} d\theta' \nu' f' p_{\Theta} \quad (3.23)$$

où le membre de droite de l'équation, représentant les changements de direction des marcheurs, est souvent appelé le *terme collisionnel* car dans la plupart des systèmes physiques, les marcheurs sont des particules inertes et les changements de direction correspondent à des collisions entre les particules.

Dans ces dernières écritures, les conventions de notation sont $f \equiv f(\mathbf{x}, \theta, t)$, $f' \equiv f(\mathbf{x}, \theta', t)$, $\boldsymbol{\omega} \equiv \boldsymbol{\omega}(\theta)$, $\nu \equiv \nu(\mathbf{x}, \theta)$ et $p_{\Theta} \equiv p_{\Theta}(\theta; \theta', \mathbf{x})$.

3.4.2 La marche aléatoire de Pearson

La marche aléatoire de Pearson appartient à la famille des marches aléatoires sans mémoire à vitesse constante. Elle est caractérisée d'une part par le fait que le marcheur ne tourne pas plus souvent dans une direction particulière (absence de repère directionnel extérieur) et d'autres part qu'il ne tourne pas plus souvent sur sa gauche que sur sa droite (absence de latéralité). Il ne s'agit donc pas d'un marche aléatoire biaisée au sens ou nous l'avons définie précédemment. La marche aléatoire de Pearson est une marche aléatoire diffusive c'est-à-dire que la distribution de probabilité de présence du marcheur aux grands temps en champ infini

est compatible avec ce qui est communément appelé l'approximation de diffusion. Avec des conditions aux limites adaptées (par exemple des frontières avec une réflexion spéculaire), la distribution du marcheur à l'état stationnaire est isotrope et uniforme. Après avoir présenté ces propriétés, nous considérerons la longueur moyenne des chemins de premier retour à la frontière : Il s'agit de la longueur moyenne de séjour dans une zone donnée de l'espace délimitée par une frontière (depuis le point d'entrée dans la zone à travers la frontière jusqu'au premier point de sortie à travers la frontière) qui joue un rôle important pour l'analyse des phénomènes d'agrégation et de construction. Blanco et Fournier [62] ont montré que pour une marche aléatoire de Pearson, la longueur moyenne de premier retour à la frontière ne dépend pas des paramètres du modèle (en l'occurrence la fréquence de changement de direction et de la fonction de phase). Nous proposerons une démonstration différente de cette propriété d'invariance qui a l'avantage de permettre d'étendre cette approche à d'autres types de marches, par exemple des marches aléatoires biaisées (nous calculerons de cette manière dans la Sec. 3.6.4 la longueur moyenne de suivi de bord pour le modèle que nous proposerons dans ce chapitre).

3.4.2.1 Simplification de la fonction de phase et du libre parcours

L'absence d'utilisation de repère directionnel extérieur au marcheur se traduit par une simplification de la fonction de phase : la densité de probabilité d'obtenir la direction θ après un changement de direction ne dépend pas de la direction θ' du marcheur avant le changement de direction et de la direction θ elle-même (direction après le changement de direction) mais seulement de l'angle $\theta - \theta'$ entre ces deux directions (angle de rotation). De plus l'absence de latéralité implique qu'elle ne dépend que de la valeur absolue de cet angle : on peut donc noter $p_{\Theta}(\theta; \theta', \mathbf{x}) \equiv G(|\theta - \theta'|; \mathbf{x})$. Une grandeur communément utilisée pour caractériser une telle fonction de phase est son cosinus moyen

$$g = \int_{-\pi}^{+\pi} G(|\theta - \theta'|; \mathbf{x}) \cos(\theta - \theta') d\theta \quad (3.24)$$

La Fig. 3.5 montre un exemple d'une telle fonction de phase. Pour une fonction de phase isotrope on a $g = 0$. Cette marche aléatoire isotrope constitue le modèle le plus simple à étudier car elle ne fait intervenir que deux paramètres : la vitesse de déplacement c et la fréquence de changement de direction ν . Un résultat important de la théorie du transport est qu'un grand nombre de propriétés d'une marche aléatoire de Pearson non isotrope ($g \neq 0$), à la limite des temps longs $t \gg \frac{1}{\nu(1-g)}$ (des temps suffisamment grands pour que la corrélation à la direction initiale soit perdue), sont identiques à celles d'une marche aléatoire isotrope

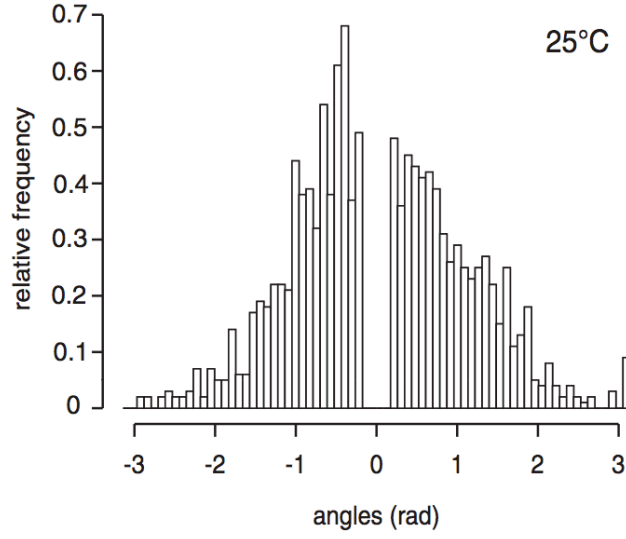


FIGURE 3.5: Fonction de phase $p_{\Theta}(\theta; \theta')$ observée expérimentalement pour des fourmis *Messor Sancta* à une température de 25°C (Fig. 4 de [57]). Cette fonction de phase peut être considérée comme symétrique par rapport à la direction de déplacement θ' de la fourmi avant le changement de direction ce qui suggère que la fourmi n'utilise pas de repère directionnel extérieur et la fonction de phase ne dépend donc que de $|\theta - \theta'|$. Elle n'est pas isotrope puisque les directions proches de la direction initiale sont privilégiées (cosinus moyen $g = 0.53$). Dans le modèle du déplacement d'une fourmi *Messor Sanctus* proposé dans la suite de ce chapitre nous représenterons cette fonction de phase expérimentale par une fonction de phase elliptique conduisant au même cosinus moyen, soit $p_{\Theta}^{ellipse}(\theta; \theta') = \frac{l}{1 - e \cos(|\theta - \theta'|)}$ avec $e = \frac{2g}{g^2 + 1}$. Le paramètre l de l'ellipse est déterminé par normalisation de la fonction de phase.

équivalente ($g = 0$) de fréquence de changement de direction $\nu^* = \nu(1 - g)$ [63]. Le libre parcours moyen $\lambda^* = \lambda/(1 - g)$ de ce modèle isotrope équivalent est appelé le libre parcours moyen de transport.

L'absence de repère directionnel extérieur au marcheur signifie aussi que la fréquence de changement de direction $\nu(\mathbf{x}, \theta) = \nu(\mathbf{x})$ ne dépend pas de la direction de déplacement.

3.4.2.2 Solution stationnaire

A l'état stationnaire (lorsqu'un état stationnaire existe ce qui dépend des conditions aux limites), la fonction de distribution doit vérifier l'équation de transport (Eq. 3.23)

$$\nabla_x(f_{stat}c\omega) = -\nu f_{stat} + \int_0^{2\pi} d\theta' \nu' f'_{stat} p_{\Theta} \quad (3.25)$$

qui devient, en utilisant le fait que la fréquence de changement de direction $\nu(\mathbf{x}, \theta) \equiv \nu(\mathbf{x})$ est indépendante de la direction de déplacement,

$$\nabla_x(f_{stat}c\omega) = -\nu \left(f_{stat} - \int_0^{2\pi} d\theta' f'_{stat} p_\Theta \right) \quad (3.26)$$

Comme $\int_{-\pi}^{+\pi} p_\Theta d\theta' = 1$, une solution de cette équation est une distribution isotrope et uniforme des marcheurs $f_{stat}(\mathbf{x}, \theta, t) = f_0 = \frac{\eta_0}{2\pi}$ où η_0 est la densité correspondante, à condition que les conditions aux limites soient compatibles (c'est-à-dire qu'elles autorisent une distribution uniforme et isotrope aux bords du domaine considéré, cf. Sec. 3.6.6). Dans cette situation il n'y a aucun flux au sein du système. En effet l'isotropie implique que flux net $\mathbf{j}(\mathbf{x})$ est nul en tout point, de part sa définition même (cf. Eq. 3.13).

Considérons un système de marcheurs de Pearson avec des conditions aux limites compatibles avec l'isotropie : lorsque la distribution des marcheurs n'est pas isotrope à l'instant initial, elle relaxe vers cette distribution isotrope beaucoup plus vite que la densité des marcheurs vers la densité uniforme. Cette propriété justifie d'utiliser l'hypothèse de quasi-isotropie même pour un état non stationnaire, ce qui est à la base de l'approximation de diffusion que nous présentons dans la section suivante.

N.B. : Lorsque la fonction de distribution est isotrope dans la zone Ω , la densité de probabilité $pdf_{Lambert}(\theta)$ des angles d'incidence θ à travers la frontière en un point donné de cette frontière (mais aussi la distribution des angles de traversée d'un segment élémentaire fictif quelconque centré autour d'un point donné) est distribuée en cosinus, soit

$$pdf_{Lambert}(\theta) = \frac{\cos(\theta)}{\pi} \quad (3.27)$$

Elle est définie pour tous les angles θ dans l'intervalle $[-\frac{\pi}{2}, \frac{\pi}{2}]$, où θ est l'angle par rapport à la normale (entrante) à la frontière et on l'appelle communément la distribution *lambertienne*.

3.4.2.3 L'approximation de diffusion

Le marcheur peut être décrit au niveau macroscopique par les champs de densité de probabilité de présence $\eta(\mathbf{x})$ et de densité de flux de probabilité $\mathbf{j}(\mathbf{x})$. On peut montrer que

l'évolution de η et \mathbf{j} est décrite de façon approchée par les équations macroscopiques

$$\frac{\partial \eta}{\partial t} = -\nabla_x \cdot \mathbf{j} \quad (3.28)$$

$$\frac{\partial \mathbf{j}}{\partial t} \approx -\frac{c^2}{2} \nabla_x \eta - \nu(1-g)\mathbf{j} \quad (3.29)$$

où la fréquence de changement de direction ν et le cosinus moyen de la fonction de phase g sont des fonctions des variables d'espace [64]. La première équation, souvent dénommée *équation de continuité* est exacte et traduit simplement au niveau local une loi de conservation (l'intégrale de la densité de probabilité sur l'espace ne peut varier que du fait de flux aux frontières du système). L'équation d'évolution du flux est par contre obtenue à partir d'une approximation sur la fonction de distribution f ¹². En pratique cette équation constitue une bonne approximation tant que la fonction de distribution f est proche de l'isotropie.

Il est possible de montrer que pour des temps d'observation grands devant le libre temps moyen le terme en $\frac{\partial \mathbf{j}}{\partial t}$ devient négligeable dans l'Eq. 3.29. Une approximation classique est alors de considérer l'équation d'évolution du flux comme une équation stationnaire ($\frac{\partial \mathbf{j}}{\partial t} \approx 0$), ce qui est communément appelé l'*approximation de diffusion* dans la littérature de physique statistique [64] et conduit à l'*équation de la diffusion*, ou *équation de Fick*

$$\frac{\partial \eta}{\partial t} = \nabla_x \cdot (D \nabla_x \eta) \quad (3.30)$$

où $D(\mathbf{x}) = \frac{c^2}{2\nu(\mathbf{x})[1-g(\mathbf{x})]}$ est appelé le *coefficient de diffusion*.

Considérons le cas où la fréquence de changement de direction et la fonction de phase sont uniformes spatialement (c'est-à-dire que ν et g sont indépendants de la position du marcheur) et étudions le déplacement d'un marcheur sur un plan (aucune limite au déplacement, on est donc en champ infini). A l'instant 0 le marcheur est au point origine \mathbf{O} (du point de vue de la condition initiale, le champ de densité est une distribution de Dirac au point origine). L'équation de la diffusion est ici une bonne approximation aux grands temps (vérifiant $t \gg \frac{1}{\nu}$) et sa solution est le champ de densité de probabilité de présence

$$\eta(\mathbf{x}, t) = \frac{1}{2\pi\sigma^2(t)} \exp\left(-\frac{\mathbf{x}^2}{2\sigma^2(t)}\right) \quad (3.31)$$

12. L'équation d'évolution du flux peut être établie en utilisant un développement en série de Fourier de la fonction de distribution autour de la direction de la densité de flux $\mathbf{j}(\mathbf{x})$, qui est tronqué après le premier ordre : $f(\mathbf{x}, \theta) \approx f_0(\mathbf{x}) + a_1(\mathbf{x}) \cos(\theta - \theta_j(\mathbf{x}))$.

ce qui correspond à la densité de probabilité de la distance q du marcheur à l'origine \mathbf{O}

$$p_Q(q, t) = \frac{q}{\sigma^2(t)} \exp\left(-\frac{q^2}{2\sigma^2(t)}\right) \quad (3.32)$$

avec $\sigma(t) = \sqrt{2Dt}$. Il s'agit donc d'une fonction gaussienne centrée en l'origine \mathbf{O} qui s'élargit progressivement, avec une variance $\sigma^2(t)$ qui augmente linéairement avec le temps. L'Eq. 3.32 prédit que le déplacement quadratique moyen (moment d'ordre 2 de la distribution) évolue linéairement avec le temps t :

$$\mathcal{M}^2(Q) = \int_0^{+\infty} q^2 p_Q(q, t) dq = 4Dt \quad (3.33)$$

On retiendra que les *marches aléatoires de Pearson* sont en accord avec *l'approximation de diffusion* lorsque l'on se place aux *grands temps*, en *champ infini*.

3.4.2.4 La longueur moyenne de traversée d'une zone pour la marche aléatoire de Pearson

Dans cette section, nous chercherons à déterminer l'espérance $E(L)$ de la longueur de traversée d'une zone de l'espace par un marcheur en fonction des caractéristiques géométriques de cette zone et des paramètres de la marche aléatoire. Cette grandeur, appelée plus simplement longueur moyenne de traversée, est particulièrement intéressante dans le cas des phénomènes d'agrégation et de construction car nous avons vu que la longueur moyenne de traversée de la zone de bord et celle de la traversée du tas déterminent en grande partie la répartition spatiale des dépôts et donc la croissance des tas.

Blanco et Fournier [62] ont montré que la longueur moyenne de traversée $E(L)$ d'une zone quelconque de l'espace par un marcheur est identique pour toutes les marches aléatoires de Pearson tant que l'incidence du marcheur sur la frontière est isotrope et uniforme. Ce résultat ne s'applique pas directement aux marches aléatoires biaisées. Ici nous établissons la même propriété en utilisant un cheminement différent appuyé sur le lien entre la longueur de traversée de la zone considérée et la probabilité de présence du marcheur dans cette zone à l'état stationnaire. Notre démonstration permettra ultérieurement de calculer $E(L)$ pour d'autres types de marches aléatoires, notamment toutes les marches aléatoires biaisées.

Soit une zone finie Ω de l'espace géométrique délimitée par une frontière que nous notons $\partial\Omega$. Considérons un marcheur aléatoire sans mémoire à vitesse constante¹³ (tel que défini

13. Puisque la longueur de traversée est une grandeur géométrique et que les marcheurs n'interagissent

dans la Sec. 3.4.1). Réalisons aléatoirement une trajectoire du marcheur au sein de Ω , depuis son point d'entrée à travers $\partial\Omega$ jusqu'à son premier point de sortie à travers $\partial\Omega$, et étudions la variable aléatoire T correspondant à la durée de cette trajectoire (cf. Fig. 3.6a). Nous sommes donc dans le cadre général de la statistique des temps de premier retour [65]. Admettons que la marche considérée (c'est-à-dire les caractéristiques de la marche individuelle et les conditions aux limites) soit compatible avec un état stationnaire de la fonction de distribution f dans tout l'espace géométrique. Notons f_{stat} cette fonction de distribution stationnaire. Dans ces conditions, la probabilité de présence dans Ω , \mathcal{P}_Ω , est égale au flux de probabilité d'entrée à la frontière $\partial\Omega$, $\Phi_{\partial\Omega}^+$, multiplié par la moyenne du temps de séjour (temps de premier retour) $E(T)$. On retient donc

$$\mathcal{P}_\Omega = \Phi_{\partial\Omega}^+ E(T) \quad (3.34)$$

c'est-à-dire

$$E(T) = \frac{\mathcal{P}_\Omega}{\Phi_{\partial\Omega}^+} \quad (3.35)$$

ce qui, puisque la durée moyenne de traversée $E(T)$ est liée à la longueur moyenne de traversée $E(L)$ par

$$E(L) = cE(T) \quad (3.36)$$

est équivalent à

$$E(L) = \frac{c\mathcal{P}_\Omega}{\Phi_{\partial\Omega}^+} \quad (3.37)$$

avec

$$\mathcal{P}_\Omega = \int_\Omega \eta(\mathbf{x}) d\mathbf{x} \quad (3.38)$$

$$\Phi_{\partial\Omega}^+ = \int_{\partial\Omega} d\mathbf{x} \int_{\Omega_\omega^+(\mathbf{x})} d\boldsymbol{\omega} f(\mathbf{x}, \boldsymbol{\omega}) c\boldsymbol{\omega} \cdot \mathbf{n}(\mathbf{x}) \quad (3.39)$$

Dans ces expressions $\mathbf{n}(\mathbf{x})$ est la normale entrante dans Ω en un point \mathbf{x} de la frontière $\partial\Omega$ et $\Omega_\omega^+(\mathbf{x})$ l'espace des directions entrantes en ce point.

Pour établir l'Eq. 3.39, nous constatons que $\Phi_{\partial\Omega}^+$ est l'intégrale de la densité de flux de

pas entre eux, l'expression que nous établissons pour $E(L)$ reste valable quelle que soit la distribution des vitesses.

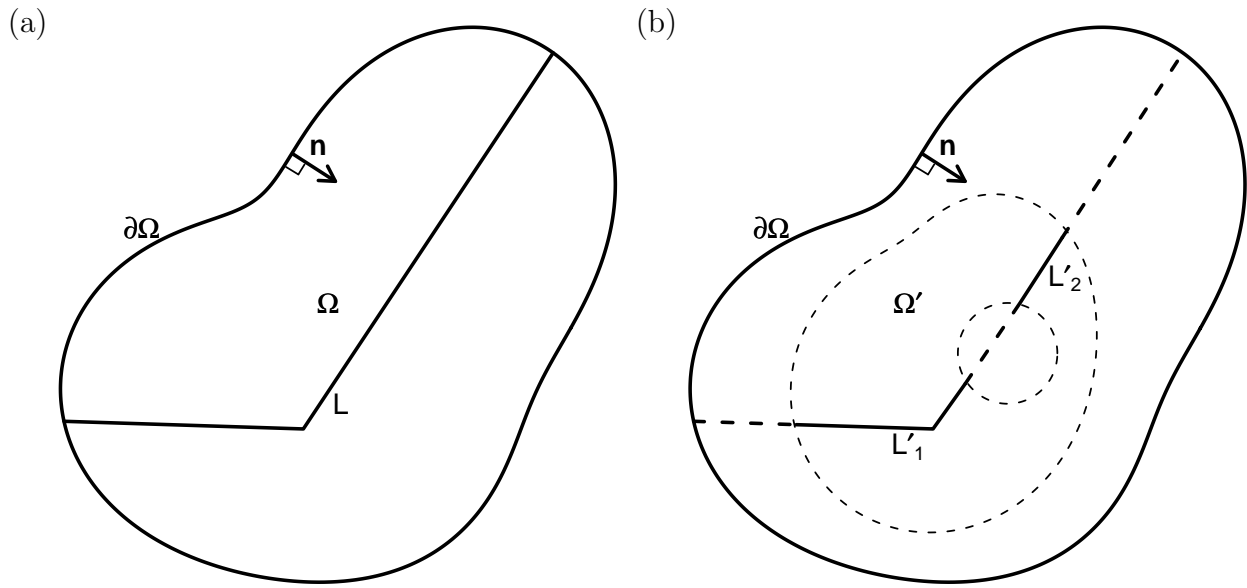


FIGURE 3.6: (a) Définition de la longueur de traversée L . La zone Ω est délimité par sa frontière $\partial\Omega$. L est la longueur de la partie de la trajectoire à l'intérieur de Ω , depuis son point d'entrée à travers $\partial\Omega$ jusqu'au premier point de sortie à travers $\partial\Omega$. (b) Lorsque l'on considère une sous-zone Ω' (la zone délimitée par les deux frontières en lignes pointillées) de Ω , L' est la somme des longueurs de toutes les parties de la trajectoire à l'intérieur de Ω' . Pour la trajectoire dessinée on a donc $L' = L'_1 + L'_2$.

probabilité d'entrée $\phi(\mathbf{x})$ à travers la frontière $\partial\Omega$:

$$\Phi_{\partial\Omega}^+ = \int_{\partial\Omega} \phi(\mathbf{x}) d\mathbf{x} \quad (3.40)$$

Or

$$\phi(\mathbf{x}) = \int_{\Omega_{\omega}^+(\mathbf{x})} \mathbf{j}(\mathbf{x}, \omega) \cdot \mathbf{n}(\mathbf{x}) d\omega \quad (3.41)$$

où le vecteur densité de flux de probabilité $\mathbf{j}(\mathbf{x}, \omega)$ au point \mathbf{x} dans la direction ω est défini par

$$\mathbf{j}(\mathbf{x}, \omega) = f(\mathbf{x}, \omega) c\omega \quad (3.42)$$

ce qui conduit bien à l'Eq. 3.39.

Pour aller plus loin dans l'expression de $E(T)$, il faut préciser d'une part la fonction de

distribution $f(\mathbf{x}, \boldsymbol{\omega})$ pour toutes les directions entrantes et tout point de la frontière $\partial\Omega$ et d'autre part la densité de probabilité de présence $\eta(\mathbf{x})$ dans la zone Ω .

On considère les conditions aux limites posées par Blanco et Fournier, correspondant à une incidence isotrope et uniforme du marcheur sur la frontière (distribution lambertienne des angles d'incidence)

$$f(\mathbf{x}, \boldsymbol{\omega}) = f_0 \text{ pour } \mathbf{x} \in \partial\Omega, \boldsymbol{\omega} \in \Omega_{\omega}^+(\mathbf{x}) \quad (3.43)$$

Le fait que la marche aléatoire soit une marche de Pearson se traduit, avec ces conditions aux limites, par une distribution isotrope et uniforme de la probabilité de présence du marcheur dans toute la zone Ω (cf. Sec. 3.4.2), forcément identique à celle sur la frontière $\partial\Omega$

$$\eta(\mathbf{x}) = \eta_0 = 2\pi f_0 \text{ pour } \mathbf{x} \in \Omega \quad (3.44)$$

L'Eq. 3.43 implique

$$\Phi_{\partial\Omega}^+ = f_0 c P \int_{\Omega_{\omega}^+(\mathbf{x})} \boldsymbol{\omega} \cdot \mathbf{n}(\mathbf{x}) d\boldsymbol{\omega} \quad (3.45)$$

où P est la longueur de la frontière $\partial\Omega$ (le périmètre), avec l'expression suivante pour la moyenne des cosinus des angles d'incidence pour une distribution isotrope

$$\frac{1}{\pi} \int_{\Omega_{\omega}^+(\mathbf{x})} \boldsymbol{\omega} \cdot \mathbf{n}(\mathbf{x}) d\boldsymbol{\omega} = \frac{2}{\pi} \quad (3.46)$$

ce qui conduit à

$$\Phi_{\partial\Omega}^+ = 2f_0 c P \quad (3.47)$$

L'hypothèse Eq. 3.44 implique

$$\mathcal{P}_{\Omega} = 2\pi f_0 S \quad (3.48)$$

où S est la surface de la zone Ω . L'injection des Eqs. 3.47 et 3.48 dans l'Eq. 3.34 conduit à la propriété d'invariance établie par Blanco et Fournier [62], soit

$$E(L) = \frac{\pi S}{P} \quad (3.49)$$

Ce résultat établit que la longueur moyenne de traversée $E(L)$ est indépendante des détails

du modèle de déplacement pour toutes les marches aléatoires de Pearson : $E(L)$ dépend uniquement de la géométrie de la zone (lorsque l'incidence est uniforme et isotrope) ¹⁴.

La propriété établie est aussi valable pour n'importe quelle sous-zone Ω' de Ω (cf. Fig. 3.6b). Dans ce cas, on continue à suivre la trajectoire du marcheur depuis son point d'entrée jusqu'à son premier point de sortie de la zone Ω et la propriété s'applique alors à la longueur L' définie comme la somme des longueurs de toutes les parties de cette trajectoire dans la sous-zone Ω' . De plus la propriété reste valable lorsqu'une partie de la frontière est réfléchissante, à condition que la réflexion soit compatible avec une distribution isotrope sur la frontière (par exemple une réflexion spéculaire ou lambertienne). Dans ce cas, P est la longueur de la partie non réfléchissante de la frontière $\partial\Omega$. Nous utiliserons ces deux cas (présence d'une sous-zone et d'une réflexion) dans la suite de ce chapitre. L'intérêt de notre démonstration est son caractère général : la même démarche peut être appliquée pour calculer la longueur moyenne de traversée $E(L)$ pour d'autres types de marches aléatoires que la marche de Pearson (ce qui a déjà été annoncé par Mazzolo [66]). Nous utiliserons cette idée dans la Sec. 3.6.4 pour calculer les longueurs moyennes de suivi de bord résultant de notre modèle. Jusqu'ici, nous avons considéré un seul marcheur en raisonnant sur des grandeurs probabilistes, comme la probabilité de présence du marcheur \mathcal{P}_Ω dans la zone, le flux de probabilité d'entrée $\Phi_{\partial\Omega}^+$, la densité de probabilité de présence $\eta(\mathbf{x})$ et la densité de flux de probabilité $\mathbf{j}(\mathbf{x})$. Il est strictement équivalent de considérer un système d'un nombre infini de marcheurs (ce qui autorise un raisonnement approché avec un grand nombre de marcheurs) en raisonnant sur les grandeurs statistiques correspondantes, c'est-à-dire le nombre de marcheurs N_Ω dans la zone, le flux d'entrée $\Phi_{\partial\Omega}^+$, la densité de marcheurs $\eta(\mathbf{x})$ et la densité de flux de marcheurs $\mathbf{j}(\mathbf{x})$. Cependant, lorsque les marcheurs interagissent entre eux, souvent seul le deuxième point de vue est possible. Dans la suite du chapitre, nous utiliserons selon le besoin explicatif l'un ou l'autre de ces deux points de vues.

3.5 Reprise détaillée de trois modèles de la littérature

Maintenant que nous avons introduit et formalisé les concepts essentiels des marches aléatoires, nous revenons à la bibliographie biologique en détaillant trois exemples qui ont joué un rôle important pour notre modélisation du suivi du bord (cf. Sec. 3.3).

14. Les mêmes calculs conduisent pour un espace tri-dimensionnel à $E(L) = \frac{4V}{S}$, où V désigne le volume de la zone et S la surface de la frontière $\partial\Omega$.

3.5.1 Le modèle de suivi de bord chez les blattes *Blattella germanica*

Jeanson et coll. [43] ont proposé un modèle pour décrire le déplacement des animaux qui ont une tendance marquée à suivre les bordures des systèmes. Ils ont construit et validé expérimentalement ce modèle pour le déplacement des blattes *Blattella germanica* dans une arène avec des bords circulaires ($\varnothing = 11$ cm). La zone de bord a été définie comme la bande de 5 mm le long de la périphérie de l'arène, correspondant à la bande dans laquelle les blattes peuvent établir un contact antennaire avec le mur (thigmotactisme). Dans ce modèle, les blattes peuvent être dans un état d'“arrêt” ou un état de “déplacement”. Une blatte s'arrête avec une fréquence d'arrêt déterminée expérimentalement qui est différente en zone centrale et en zone de bord ($\nu_{arrêt,c}$ en zone centrale et $\nu_{arrêt,b}$ en zone de bord). Lorsqu'une blatte s'arrête, on observe deux états d'arrêt différents (court ou long) avec une probabilité P_{court} pour les arrêts courts et $1 - P_{court}$ pour les arrêts longs. Lorsqu'une blatte est dans un de ces deux états, elle se remet en mouvement avec une fréquence ν_{court} ou ν_{long} . Les deux états d'arrêt sont donc sans mémoire et la probabilité que la blatte soit toujours arrêtée après une durée t est $F_{arrêt}(t) = P_{court} \exp(-\nu_{court}t) + (1 - P_{court}) \exp(-\nu_{long}t)$. Les paramètres P_{court} , ν_{court} et ν_{long} sont identiques en zone de bord et en zone centrale. En mouvement, la vitesse de déplacement est constante, identique pour toutes les blattes, de valeur c_b dans la zone de bord et c_c dans la zone centrale. Dans la zone de bord, le déplacement est linéique le long du bord (mono-dimensionnel) avec une fréquence de quitter la zone de bord et d'aller dans la zone centrale $\nu_{b \rightarrow c}$. La fraction de blattes toujours en déplacement linéique après une durée t depuis le début du déplacement est donc $P_{suivi}(t) = \exp[-(\nu_{arrêt,b} + \nu_{b \rightarrow c})t]$. Lorsqu'une blatte quitte la zone de bord, son angle de départ est distribué selon une loi log-normale avec une moyenne correspondant à un angle de départ plutôt tangentiel au bord (ainsi une blatte quitte plus souvent la zone de bord avec une direction tangentielle que perpendiculaire au bord). Dans la zone centrale, les blattes se déplacent selon une marche aléatoire de Pearson (bi-dimensionnelle) de libre parcours moyen de transport λ^* . Lorsqu'une blatte traverse la frontière avec la zone de bord, elle prend toujours la direction (parmi les deux directions opposées possibles) qui minimise son angle de changement de direction. Ce modèle prédit qu'à l'état stationnaire, la densité de probabilité de présence d'une blatte est uniforme dans la zone centrale et uniforme dans la zone de bord, avec cependant des densités différentes (en faisant un travail pour tout ramener en densité surfacique), ce qui peut aussi se traduire en fraction du temps passée dans les différentes zones (on note f_b la fraction du temps passée dans la zone de bord). La confrontation de ces prédictions aux mesures expérimentales a permis de valider le modèle (cf. Tab. 3.1 pour les valeurs des paramètres et Fig. 3.7 pour les résultats). La préférence pour la zone de bord est très nette dans cette expérience, puisque

TABLE 3.1: Valeurs des paramètres du modèle de blattes de Jeanson et coll. [43], mesurées expérimentalement par les auteurs.

Grandeur	Symbole	Valeur
Vitesse moyenne en zone centrale	c_c	$1.1 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$
Vitesse moyenne en zone de bord	c_b	$1.06 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$
Fréquence d'arrêt en zone centrale	$\nu_{\text{arrêt},c}$	0.03 s^{-1}
Fréquence d'arrêt en zone de bord	$\nu_{\text{arrêt},b}$	0.08 s^{-1}
Fréquence de départ de la zone de bord	$\nu_{b \rightarrow c}$	0.12 s^{-1}
Libre parcours moyen de transport	λ^*	2.32 cm
Angle de départ moyen de la zone de bord		33.6°
Probabilité que le mode d'arrêt est court	P_{court}	0.93
Fréquence de remise en mouvement (mode court)	ν_{court}	0.17 s^{-1}
Fréquence de remise en mouvement (mode long)	ν_{long}	$1.4 \cdot 10^{-3} \text{ s}^{-1}$

la fraction du temps passée en zone de bord f_b mesurée par les auteurs est $f_b \approx 50\%$, alors que la théorie de la diffusion prédit une fraction cinq fois plus faible $f_{b,diff} = 10\%$ (le rapport des surfaces des deux zones).

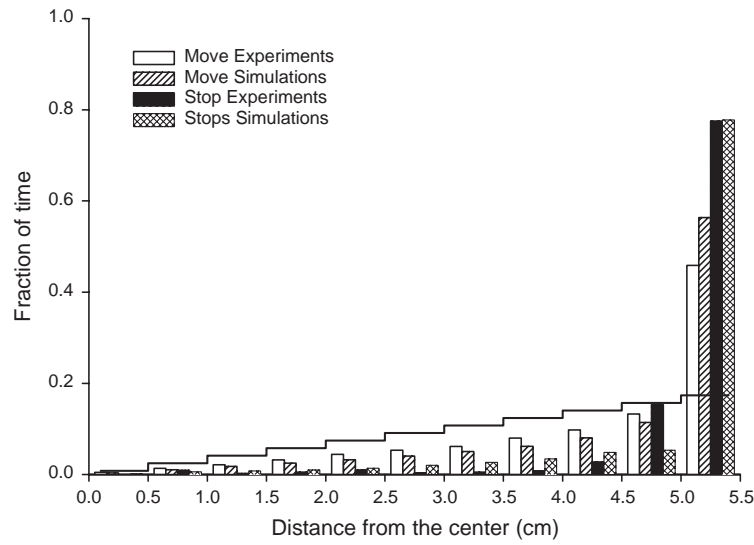


FIGURE 3.7: Validation du modèle de blattes de Jeanson et coll. [43]. Cette figure indique la fraction du temps passée par une blatte dans des couronnes de différents rayons autour du centre de l'arène circulaire. Elle montre les valeurs mesurées expérimentalement ($n = 19$ trajectoires) et les prédictions stationnaires du modèle pour une blatte en mouvement et pour une blatte arrêtée (Fig. 6 de [43]). La densité de probabilité de présence est uniforme dans toute la zone centrale (toutes les couronnes sauf la dernière), ce qui correspond pour chaque couronne à une fraction de temps passée dans cette zone qui est proportionnelle à sa surface. Le modèle prédit une fraction de temps passée dans la zone de bord (dernière couronne) qui est compatible avec la valeur expérimentale ($f_b \approx 50\%$ pour les blattes en mouvement).

3.5.2 Le modèle de suivi de bord chez les fourmis *Messor Sancta*

Casellas et coll. [20] ont étudié expérimentalement le déplacement de fourmis *Messor Sancta* et notamment l'effet de la courbure sur la durée moyenne de suivi de bord, entre l'entrée d'une fourmi dans la zone de bord et sa première sortie. La zone de bord a été définie comme la bande de 1 cm le long du mur de l'obstacle (c'est approximativement la zone dans laquelle une fourmi est capable de détecter un obstacle). Ils ont mesuré expérimentalement la durée moyenne de suivi de bord, pour des bords droits d'une arène rectangulaire ou des bords concaves d'obstacles circulaires de différentes courbures. Ils observent un effet de suivi de bord (une fourmi reste plus longtemps dans la zone de bord que le prédirait par exemple une marche de Pearson) impliquant un effet de la courbure du bord : la durée moyenne de suivi est plus grande pour le bord droit que pour les bords concaves et elle décroît avec la courbure (cf. Fig. 3.8). Ce résultat sera important pour la modélisation du déplacement des fourmis *Messor Sancta* dans le phénomène d'agrégation que nous étudions dans cette thèse, car il nous indique qu'il faudra tenir compte du suivi de bord et de l'effet de la courbure des bords sur celui-ci. Les auteurs utilisent ensuite la même approche que Jeanson et coll. [43] pour construire un modèle individuel du déplacement des fourmis et poussent plus loin la formalisation en dérivant à partir de ce modèle individuel un modèle de type macroscopique. La vitesse de déplacement est constante, identique pour toutes les fourmis, de valeur c_b dans la zone de bord et c_c dans la zone centrale. Dans la zone de bord, le déplacement d'une fourmi a été modélisé à l'aide d'une marche aléatoire mono-dimensionnelle le long du bord dans laquelle la fourmi fait demi-tour et quitte la zone de bord avec des fréquences ν_b et ν_q . Dans la zone centrale, le déplacement a été modélisé à l'aide d'une marche aléatoire de Pearson (bi-dimensionnelle), caractérisée par le libre parcours moyen λ et le cosinus moyen g de la fonction de phase (cf. Tab. 3.2). Les auteurs ont ensuite utilisé l'approximation de diffusion pour dériver des équations de diffusion décrivant l'évolution des champs de densité de probabilité de présence d'une fourmi dans la zone de bord $\eta_b(\mathbf{x}, t)$ (une densité linéique) et dans la zone centrale $\eta_c(\mathbf{x}, t)$ (une densité surfacique), ainsi que les champs de flux net de densité de probabilité de présence $\mathbf{j}_b(\mathbf{x}, t)$ et $\mathbf{j}_c(\mathbf{x}, t)$ correspondants

$$\frac{\partial \eta_b}{\partial t} = -\nabla_{1D} \cdot \mathbf{j}_b + 2 \left(\eta_c \frac{c_c}{\pi} - \eta_b \frac{c_b}{\lambda_b} \right) \quad (3.50)$$

$$\mathbf{j}_b = -D_b \nabla_{1D} \eta_b \quad (3.51)$$

$$\frac{\partial \eta_c}{\partial t} = -\nabla_{2D} \cdot \mathbf{j}_c \quad (3.52)$$

$$\mathbf{j}_c = -D_c \nabla_{2D} \eta_c \quad (3.53)$$

$$\mathbf{j}_{c, \partial \Omega} \cdot \mathbf{n} = 2 \left(\eta_c \frac{c_c}{\pi} - \eta_b \frac{c_b}{\lambda_b} \right) \quad \text{conditions aux limites} \quad (3.54)$$

où

$$D_b = \frac{c_b}{2\nu_b + \nu_q} \quad (3.55)$$

$$D_c = \frac{c_c \lambda}{2(1 - g)} \quad (3.56)$$

$$(3.57)$$

sont les coefficients de diffusion dans la zone centrale et la zone de bord. \mathbf{n} est la normale à l'interface entre la zone de bord et la zone centrale orientée vers le bord et $\mathbf{j}_{c,\partial\Omega}$ est le flux net de densité de probabilité de présence surfacique à cette interface. Ainsi le modèle de déplacement dans la zone de bord est couplé au modèle de déplacement dans la zone centrale par l'intermédiaire du terme source $2\left(\eta_c \frac{c_c}{\pi} - \eta_b \frac{c_b}{\lambda_b}\right)$. De façon cohérente le modèle de déplacement dans la zone centrale est couplé au modèle de déplacement dans la zone de bord par les conditions aux limites ($\mathbf{j}_{c,\partial\Omega} \cdot \mathbf{n}$ est le flux net de densité de probabilité de présence de la zone centrale vers le bord du bord).

Les auteurs déduisent de ce système la prédiction qu'à l'état stationnaire les densités de probabilité de présence $\eta_{b,stat}$ et $\eta_{c,stat}$ dans chaque zone sont uniformes ($\eta_{b,stat}(\mathbf{x}) = \eta_{b,0}$ et $\eta_{c,stat}(\mathbf{x}) = \eta_{c,0}$) et liées par la relation

$$\eta_{c,0} \frac{c_c}{\pi} = \eta_{b,0} \nu_q \quad (3.58)$$

Dans le cas étudié par les auteurs on a $c_b \approx c_c \approx c$ et donc la longueur moyenne de suivi de bord $E(L) = \frac{c_b}{\nu_q}$ peut s'exprimer en fonction du seul rapport des densités en zone de bord et en zone centrale

$$E(L) = \pi \frac{\eta_{b,0}}{\eta_{c,0}} \quad (3.59)$$

soit, pour la durée moyenne de suivi de bord $E(T)$

$$E(T) = \frac{\pi}{c} \frac{\eta_{b,0}}{\eta_{c,0}} \quad (3.60)$$

Les auteurs utilisent cette prédiction pour tester leur modèle en réutilisent les expériences réalisées pour l'étude de l'effet de la courbure du bord. Pour chaque configuration (le bord droit ou des obstacles d'une courbure donnée) ils ont attendu qu'un état stationnaire s'établisse et ont mesuré les densités de probabilité de présence moyennes d'une fourmi dans la zone de bord et dans la zone centrale. Ils ont ensuite posé l'hypothèse que ces densités sont

uniformes (comme le prédit leur modèle). Ils déduisent de ces valeurs par l'Eq. 3.60 une valeur de $E(T)$, qu'ils comparent aux mesures directes de la durée moyenne de suivie de bord (cf. Fig. 3.8). Pour le bord droit et l'obstacle circulaire de diamètre $\varnothing = 6$ cm, les durées moyennes de suivi prédites par le modèle sont en accord avec les mesures expérimentales, mais pour les obstacles plus petits ($\varnothing = 4$ cm et $\varnothing = 2$ cm), le modèle prédit des durées trop grandes. Ceci a amené les auteurs à remettre en question l'uniformité de la densité de probabilité de présence d'une fourmi dans la zone centrale et donc l'hypothèse d'une marche de Pearson dans cette zone. Des expériences supplémentaires ont confirmé ce résultat en montrant effectivement l'émergence de pistes de déplacement dans la zone centrale pour les expériences avec les petits obstacles. Il pourrait s'agir de pistes chimiques, dont l'utilisation lors de l'exploration d'un espace est connue pour certaines espèces de fourmis.

TABLE 3.2: Valeurs des paramètres du modèle de fourmis de Casellas et coll. [20] mesurées expérimentalement par les auteurs.

Grandeur	Symbole	Valeur
Vitesse moyenne	c	$1.4 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$
Libre parcours moyen en zone centrale	λ	0.77 cm
Cosinus moyen de la fonction de phase en zone centrale	g	0.62
Fréquence de demi-tour en zone de bord	ν_b	$3.2 \cdot 10^{-2} \text{ s}^{-1}$
Fréquence de quitter la zone de bord (bord droit)	ν_q^{droit}	0.13 s^{-1}
Fréquence de quitter la zone de bord ($\varnothing = 6 \text{ cm}$)	$\nu_q^{6 \text{ cm}}$	0.17 s^{-1}
Fréquence de quitter la zone de bord ($\varnothing = 4 \text{ cm}$)	$\nu_q^{4 \text{ cm}}$	0.40 s^{-1}
Fréquence de quitter la zone de bord ($\varnothing = 2 \text{ cm}$)	$\nu_q^{2 \text{ cm}}$	0.30 s^{-1}

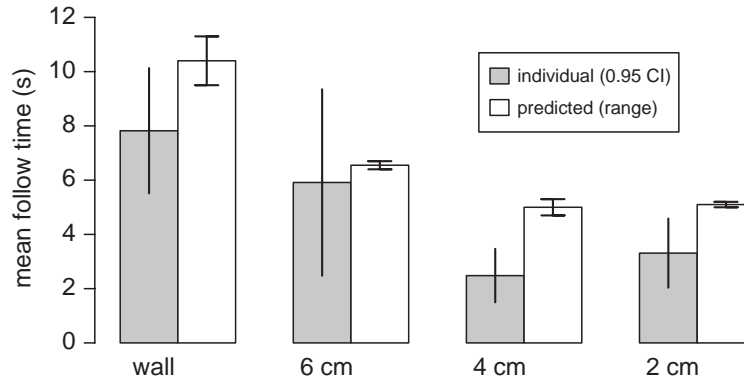


FIGURE 3.8: Effet de la courbure du bord sur la durée moyenne de suivi de bord par les fourmis *Messor Sancta*, observé par Casellas et coll. [20]. La figure indique les durées moyennes de suivi de bord $\langle T \rangle$ mesurées par les auteurs (barres grises, “individual”) pour un bord droit et des obstacles circulaires de diamètres $\varnothing = 6 \text{ cm}$, $\varnothing = 4 \text{ cm}$ et $\varnothing = 2 \text{ cm}$ (Fig. 2 de [20]). Globalement la durée moyenne de suivi décroît avec la courbure du bord. La figure montre également les prédictions du modèle proposé par les auteurs, calculées avec l’Eq. 3.60 à partir des densités de probabilité de présence moyennes dans la zone de bord et dans la zone centrale mesurées expérimentalement (barres blanches, “predicted”). Ces prédictions sont en accord avec les mesures directes pour les courbures faibles (bord droit et obstacle de $\varnothing = 6 \text{ cm}$) mais pas pour les courbures fortes (obstacles de $\varnothing = 4 \text{ cm}$ et $\varnothing = 2 \text{ cm}$).

3.5.3 Le modèle de chimiotaxie chez les bactéries *Escherichia coli*

Revenons maintenant aux déplacements des bactéries *Escherichia coli* introduits dans la Sec. 3.2 et étudiés expérimentalement pour la première fois par Berg [38]. *E. coli* est une bactérie intestinale qui se déplace en utilisant des flagelles. Ces flagelles sont de forme hélicoïdale et peuvent tourner dans les deux sens. Lorsque toutes les flagelles tournent dans le sens anti-horaire, la bactérie est propulsée en avant en suivant une trajectoire approximativement droite, ce qui correspond à un libre parcours dans le modèle. Lorsque le sens de rotation d'au moins une flagelle s'inverse, le mouvement de la bactérie devient erratique, produisant un déplacement net négligeable mais réorientant la cellule dans une nouvelle direction, ce qui correspond à un événement de changement de direction quasi-instantané dans le modèle. La fonction de phase de cette marche aléatoire est diffusive (symétrique autour de la direction incidente). Lorsque la concentration chimique S du milieu est uniforme il s'agit d'une marche de Pearson avec une fréquence de changement de direction ν constante, mais lorsque la concentration chimique n'est pas uniforme la marche est biaisée : La fréquence de changement de direction $\nu(\theta)$ dépend alors de la direction de déplacement θ par rapport au gradient chimique local $\nabla_x S(\mathbf{x})$: elle est plus grande lorsque la bactérie se déplace dans le sens du gradient qu'en sens opposé, ce qui conduit globalement à une dérive des bactéries vers les zones de forte concentration et à une densité spatiale de bactéries $\eta(\mathbf{x})$ non uniforme à l'état stationnaire.

Plusieurs auteurs ont étudié ce phénomène de nage de bactéries à l'échelle macroscopique : La première approche utilisée est une approche purement phénoménologique, représentant le déplacement macroscopique résultant à travers l'évolution temporelle du champ de densité $\eta(\mathbf{x}, t)$ sans établir de lien explicite avec le modèle individuel de marche aléatoire au sens où nous l'avons défini (cf. par exemple [67] pour une description de cette approche). Le point de départ est l'équation de la diffusion

$$\frac{\partial \eta}{\partial t} = \nabla_x (D \nabla_x \eta) \quad (3.61)$$

où D est le coefficient de diffusion macroscopique. Le flux de bactéries est $\mathbf{j} = -D \nabla_x \eta$ et le vecteur vitesse moyen des bactéries \mathbf{u} , défini par $\mathbf{j} = \eta \mathbf{u}$ est

$$\mathbf{u} = -D \frac{\nabla_x \eta}{\eta} \quad (3.62)$$

Pour représenter un attracteur (taxie positive) ou un répulseur (taxie négative), on peut

ajouter à \mathbf{u} une composante directionnelle \mathbf{u}_c , soit

$$\mathbf{u} = -D \frac{\nabla_x \eta}{\eta} + \mathbf{u}_c \quad (3.63)$$

Ici \mathbf{u}_c est appelé la *vitesse de dérive* ou, dans ce contexte particulier, la vitesse chimiotactique car les bactéries se déplacent en présence d'une substance chimique (mais ce modèle permettrait aussi de représenter des biais d'origine différente comme par exemple l'attraction par un bord). La taxie représentée est positive ou négative selon que \mathbf{u}_c est parallèle ou anti-parallèle à la direction d'augmentation de la substance chimiotactique. Le flux de bactéries correspondant est

$$\mathbf{j} = -D \nabla_x \eta + \eta \mathbf{u}_c \quad (3.64)$$

et l'équation d'évolution de la densité de bactéries devient une *équation de dérive-diffusion*, appelée dans ce contexte équation chimiotactique

$$\frac{\partial \eta}{\partial t} = \nabla_x [D \nabla_x \eta - \eta \mathbf{u}_c] \quad (3.65)$$

Le champ de densité stationnaire η_{stat} de bactéries correspondant à une absence de flux dans le système ($\mathbf{j} = \mathbf{0}$) vérifie donc

$$\nabla_x \eta_{stat} = \frac{\mathbf{u}_c}{D} \eta_{stat} \quad (3.66)$$

ce qui correspond à une croissance exponentielle de la densité le long des lignes iso-vitesse chimiotactique (\mathbf{u}_c)

$$\eta(\sigma) = \eta_{stat}(\sigma = 0) \exp\left(\int_0^\sigma \frac{\|\mathbf{u}_c(u)\|}{D(u)} du\right) \quad (3.67)$$

où σ est l'abscisse curviligne le long d'une ligne iso-vitesse. Il reste alors à définir un modèle pour la vitesse chimiotactique \mathbf{u}_c . Souvent elle est choisie comme étant proportionnelle au gradient de la concentration de la substance chimiotactique S , soit

$$\mathbf{u}_c = \chi(S) \nabla_x S \quad (3.68)$$

où $\chi(S)$ est appelé la sensibilité chimiotactique, qui est positive dans le cas d'une taxie positive et négative dans le cas d'une taxie négative. Ce modèle conduit à l'équation de

Keller-Segel [68]) :

$$\frac{\partial \eta}{\partial t} = \nabla_x [D \nabla_x \eta - \eta \chi(S) \nabla_x S] \quad (3.69)$$

Lorsque la substance est produite ou dégradée par les bactéries, cette équation peut être couplée à une équation d'évolution du champ de concentration de la substance chimiotactique, qui est généralement d'une forme réacto-diffusive

$$\frac{\partial S}{\partial t} = D_s \nabla_x S + r(S, \eta) \eta \quad (3.70)$$

où r est le taux de production ou de dégradation de la substance chimiotactique par unité de densité de bactéries.

Cette démarche purement macroscopique a l'inconvénient de ne pas établir de lien entre les paramètres du modèle macroscopique, c'est-à-dire \mathbf{u}_c ou $\chi(S)$, et ceux du modèle individuel, c'est-à-dire la dépendance directionnelle de la fréquence de changement de direction $\nu(\theta)$. Plusieurs auteurs se sont intéressés à ce lien et ont dérivé des modèles macroscopiques approchés à partir du modèle individuel [69, 70, 67, 71, 72]. Erban et Othmer [69] commencent par considérer un modèle individuel plus simple dans lequel le modèle macroscopique ainsi que sa solution stationnaire (avec des conditions aux limites de flux nul) peuvent être établis sans aucune approximation : les bactéries nagent à vitesse constante c dans un espace mono-dimensionnel le long d'un axe x , soit vers la droite (+), soit vers la gauche (−). Le retournement est un phénomène sans mémoire mais la fréquence de retournement $\nu^\pm(x)$ dépend de la position et de la direction de nage de la bactérie. Ce modèle correspond aux équations de transport suivantes décrivant l'évolution temporelle des distributions spatiales des bactéries $f^\pm(x, t)$ se déplaçant dans chaque direction

$$\frac{\partial f^+}{\partial t} + c \frac{\partial f^+}{\partial x} = -\nu^+ f^+ + \nu^- f^- \quad (3.71)$$

$$\frac{\partial f^-}{\partial t} - c \frac{\partial f^-}{\partial x} = \nu^+ f^+ - \nu^- f^- \quad (3.72)$$

Ce modèle permet de dériver sans approximation une description macroscopique, qui indique l'évolution des champs de densité de bactéries $\eta(x, t) = f^+(x, t) + f^-(x, t)$ et de densité de flux de bactéries $j(x, t) = c[f^+(x, t) - f^-(x, t)]$. En notant

$$\nu^\pm = \frac{\nu^+ + \nu^-}{2} \pm \frac{\nu^+ - \nu^-}{2} = \nu_0 + \nu_1 \quad (3.73)$$

le système macroscopique équivalent aux équations de transport Eq. 3.71 et Eq. 3.72 est

$$\frac{\partial \eta}{\partial t} + \frac{\partial j}{\partial x} = 0 \quad (3.74)$$

$$\frac{\partial j}{\partial t} + 2\nu_0 j = -c^2 \frac{\partial \eta}{\partial x} - 2c\nu_1 \eta \quad (3.75)$$

Pour des conditions aux frontières assurant un flux nul aux frontières (par exemple une réflexion en x_1 et x_2), la première équation indique qu'à l'état stationnaire le flux est nul en tout point du système ($j_{stat}(x) = 0$) et la deuxième équation devient une contrainte sur le champ de densité

$$\frac{\partial \eta_{stat}}{\partial x} = -\frac{2\nu_1}{c} \eta_{stat} \quad (3.76)$$

dont la solution est le profil exponentiel

$$\eta_{stat}(x) = \eta_{stat}(x_1) \exp\left(-\frac{2}{c} \int_{x_1}^x \nu_1(u) du\right) \quad (3.77)$$

Si on examine maintenant les situations instationnaires, on peut appliquer l'approximation de diffusion, dont on a déjà mentionnée que son domaine de validité concerne les temps et les distances d'observations plus grandes respectivement que le libre temps moyen et le libre parcours moyen (cf. Sec. 3.4.2). Il s'agit de négliger la variation temporelle de la densité de flux j dans l'Eq. 3.75 (mais en considérant la densité η instationnaire). Le système se réduit alors à une seule équation pour la densité η , soit

$$\frac{\partial \eta}{\partial t} = \frac{\partial}{\partial x} \left[\frac{c^2}{2\nu_0} \frac{\partial \eta}{\partial x} + \frac{c\nu_1}{\nu_0} \eta \right] \quad (3.78)$$

ce qui est l'équation chimiotactique en une dimension (Eq. 3.65) avec $D = \frac{c^2}{2\nu_0}$ et $u_c = \frac{c\nu_1}{\nu_0}$. Ainsi l'équation chimiotactique constitue un modèle qui permet d'approcher la dynamique macroscopique de ce système.

Dans la suite de l'article, les auteurs relient la fréquence de retournement ν au champ de concentration chimiotactique $S(x)$. Ils s'appuient sur les résultats d'études comportementales et de biologie moléculaire concernant ces bactéries, ce qui les amène à proposer une version modifiée de leur modèle individuel. Dans le modèle final, ν ne dépend plus directement de la direction (comme c'était le cas jusqu'ici avec les paramètres ν^+ et ν^-) mais dépend de la variation des concentrations chimiotactiques S rencontrées pendant les derniers instants de la trajectoire. Cette mémoire de courte durée fait bien émerger une dépendance directionnelle

car S croît lorsque la bactérie est en train de remonter le gradient et décroît sinon. Il n'y a plus de solution analytique explicite pour le champ de densité de bactéries η résultant de ce modèle (y compris à l'état stationnaire). Cependant des approximations, reposant sur l'hypothèse de petits gradients de S , permettent aux auteurs de dériver à partir de ce modèle l'équation de Keller-Segel (Eq. 3.69) en une dimension pour laquelle la solution stationnaire est exponentielle (avec des conditions aux limites de flux nul, cf. Eq. 3.67). Dans une publication ultérieure [67], Othmer et coll. étudient les configurations bi- et tri-dimensionnelles avec le modèle à mémoire. Ils retrouvent à nouveau l'équation de Keller-Segel à partir d'approximations sur la fonction de distribution (ainsi que l'approximation de diffusion). Il ne donnent pas de solution analytique pour le champ de densité.

Ce modèle de chimiotaxie chez les bactéries est particulièrement intéressant pour notre travail de modélisation du suivi de bord. En effet le modèle que nous proposerons est très similaire dans son esprit : il s'agit aussi d'une marche aléatoire biaisée dans laquelle la fréquence de changement de direction d'un marcheur dépend explicitement de sa direction de déplacement. La dérivation analytique d'une description de type macroscopique à partir du modèle individuel n'est pas au centre de ce travail de thèse (dont l'objectif majeur est l'établissement d'un modèle individuel pertinent d'un point de vue biologique, cf. Chap. 2), mais nous avons été attentifs lors de la formulation du modèle à laisser la porte ouverte à de telles dérivations, car elles seront utiles pour des travaux à venir sur les dynamiques d'agrégation ou de construction. De ce point de vue, il est intéressant de noter que le modèle de chimiotaxie chez les bactéries (similaire au notre) conduit au niveau macroscopique à une équation de dérive-diffusion (en négligeant les variations temporelles du flux). Nous montrons dans la Sec. 3.6.2 que, pour une dépendance directionnelle particulière de la fréquence de changement de direction, notre modèle de suivi de bord conduit aussi à une équation de dérive-diffusion. Notons toutefois que la dynamique instationnaire du déplacement, importante dans le problème de chimiotaxie des bactéries, l'est nettement moins dans le cas des phénomènes de construction et d'agrégation : En effet la dynamique du déplacement est de toute façon beaucoup plus rapide que la dynamique de construction. Pour cette raison il est souvent suffisant de considérer le déplacement à l'état stationnaire et les solutions stationnaires du champ de densité de marcheurs ont donc un intérêt particulier. Nous avons par exemple vu pour le phénomène d'agrégation de cadavres que la longueur moyenne des suivi de bord des tas, directement liée au champ de densité de probabilité de présence d'une fourmi, joue un rôle fondamental (cf. Sec. 3.3). Un atout du modèle que nous proposerons sera justement de permettre la dérivation de solutions stationnaires exactes (cf. Sec. 3.6.3) ce qui n'est pas le cas pour le modèle bi-dimensionnel de chimiotaxie des bactéries.

3.6 Modèle de suivi de bord

Dans cette section, nous présenterons notre proposition de modèle concernant le suivi de bord, ce modèle appartenant à la famille des marches aléatoires sans mémoire à fréquence de changement de direction anisotrope. Nous considérerons ici que le bord est défini sans ambiguïté, comme c'est effectivement le cas pour les modèles de suivi de bord d'arène ou d'obstacles chez les blattes et les fourmis (cf. Secs. 3.5.1 et 3.5.2). Nous verrons ultérieurement (dans les Secs. 3.8.5.2 et 3.8.5.1) comment ce bord peut être défini dans le contexte des phénomènes d'agrégation et de construction. Dans une première étape, nous étudierons les propriétés d'un modèle que nous prendrons comme référence et qui est la version la plus frustrée du modèle : Nous montrerons que ce modèle permet de dériver au niveau macroscopique une équation de dérive-diffusion et nous caractériserons analytiquement les champs de densité $\eta(\mathbf{x})$ et de fonction de distribution $f(\mathbf{x}, \boldsymbol{\omega})$ (la répartition des positions et des directions de déplacement) dans des conditions stationnaires. Une grandeur essentielle est pour nous la longueur moyenne de suivi de bord $E(L)$, qui peut être calculée analytiquement avec ce modèle pour des bords droits et circulaires (concaves ou convexes) grâce aux solutions stationnaires précédentes. Les démonstrations correspondantes sont menées dans la Sec. 3.6.4. Ensuite nous présenterons quelques variantes du modèle et les situations que ces variantes permettent de représenter (Sec. 3.6.7). Puis nous réfléchirons aux conditions aux limites permettant de raccorder le suivi de bord aux types de déplacement que nous utiliserons en dehors de la zone de bord (Sec. 3.6.6).

3.6.1 Énoncé du modèle

Notre modèle de suivi de bord appartient à la famille des marches aléatoires sans mémoire dans un espace bi-dimensionnel. Il est pensé comme une modulation locale d'une marche aléatoire de Pearson en présence d'un bord. La marche de Pearson, de fréquence de changement de direction ν_l et de fonction de phase p_l (les deux pouvant varier spatialement), est supposé valable en absence de bord. En présence de bord, le vecteur orientation $\boldsymbol{\omega}_n(\mathbf{x})$ est défini en chaque point \mathbf{x} de l'espace géométrique comme la normale au bord au point du bord le plus proche du marcheur, orientée vers l'extérieur. Nous noterons θ l'angle du vecteur vitesse $c\boldsymbol{\omega}$ du marcheur par rapport à $\boldsymbol{\omega}_n(\mathbf{x})$. Le mécanisme fondamental du modèle, qui fait émerger le suivi de bord, est une asymétrie de la fréquence de changement de direction $\nu(\theta)$: Lorsque le marcheur est orienté vers le bord, il change de direction avec la même fréquence ν_l qu'en absence de bord mais lorsqu'il est dirigé en sens opposé, sa fréquence de changement de direction est plus élevée. On peut donc écrire $\nu(\theta) = \nu_l q(\theta)$ avec $q(\pi) = 1$ et $q(\theta) \geq 1$ pour

tout $\theta \in [-\pi; \pi]$. La fonction de phase est par contre identique à celle observée en absence de bord, soit $p = p_l$. Nous retiendrons comme modèle de référence la version du modèle dans laquelle la dépendance de la fréquence de changement de direction ν à la direction θ est

$$\nu(\theta) = a + b \cos(\theta) \quad (3.79)$$

avec $a \geq 0$ et $0 \leq b \leq a$. Nous l'écrirons aussi sous la forme $\nu(\theta) = \nu_l q(\theta)$ avec

$$q(\theta) = \frac{1 + \beta \cos(\theta)}{1 - \beta} \quad (3.80)$$

et $\nu_l = a - b$. $\beta = \frac{b}{a}$ est le *paramètre d'asymétrie de la fréquence de changement de direction* (nous avons donc $\nu_l \geq 0$ et $0 \leq \beta < 1$). Ce modèle est illustré dans la Fig. 3.9. Dans ce modèle, le marcheur a la même fréquence de changement de direction qu'en absence de bord uniquement lorsque il est orienté exactement dans la direction $-\omega_n(\mathbf{x})$, c'est-à-dire lorsqu'il s'approche de façon perpendiculaire du bord. Plus son orientation est éloignée de cette direction, plus sa fréquence de changement de direction est importante. Le paramètre β indique l'importance de cet effet. ν_l et β peuvent être des fonctions spatiales $\nu_l(\mathbf{x})$ et $\beta(\mathbf{x})$. La formulation du modèle sous la forme de l'Eq. 3.79 est intéressante pour une utilisation dans le contexte des phénomènes d'agrégation ou de construction où nous savons qu'une grandeur essentielle est la longueur moyenne de suivi de bord $E(L)$, directement liée champ de densité de probabilité de présence stationnaire η_{stat} . En effet nous verrons dans les Secs. 3.6.3 et 3.6.4 que η_{stat} et $E(L)$ ne dépendent pas du paramètre a mais uniquement de b .

N.B. : Ce modèle peut aussi être défini avec un paramètre d'asymétrie $\beta' \in [-1; 0]$, auquel cas la fréquence de changement de direction serait plus forte lorsque le marcheur se dirige vers le bord que lorsqu'il s'en éloigne et il s'agirait non pas d'un suivi mais d'un évitement du bord. Nous nous servirons de cette variante pour représenter dans le phénomène d'agrégation l'évitement des tas par les fourmis. Le même type de concept a aussi été utilisé par Gautrais et coll. [73] pour modéliser l'évitement du bord d'un bassin par un poisson, quoique dans un autre formalisme, moins explicite.

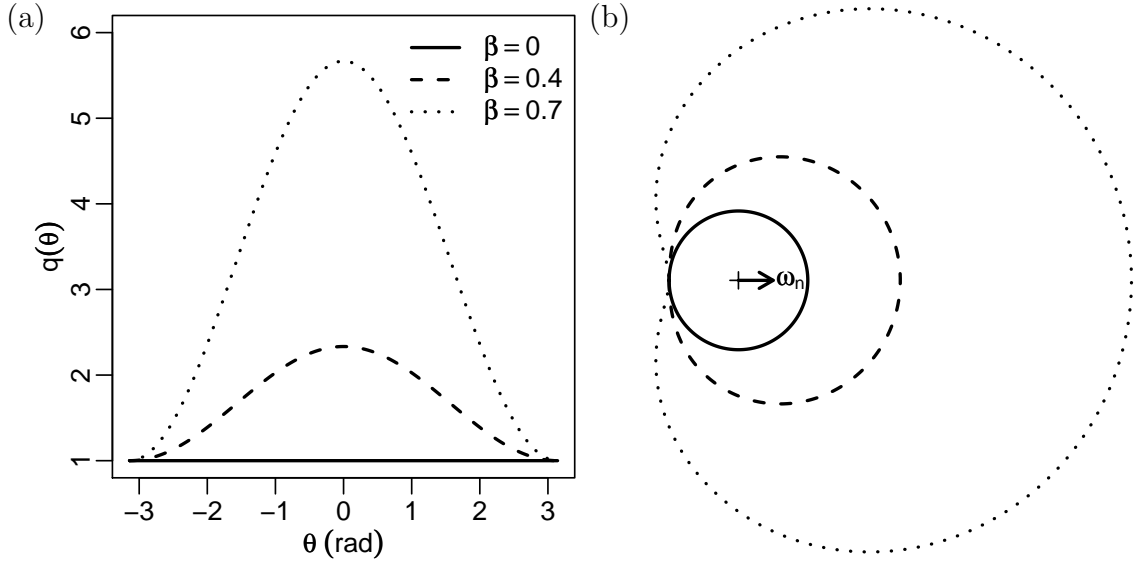


FIGURE 3.9: Illustration du modèle de référence. (a) Dépendance angulaire de la fréquence de changement de direction $\nu(\theta) = \nu_l q(\theta)$, avec $q(\theta) = \frac{1+\beta \cos(\theta)}{1-\beta}$, pour différentes valeurs du paramètre d'asymétrie β . (b) Représentation polaire (ρ, θ) avec $\rho(\theta) = q(\theta)$. ω_n est le vecteur normal sortant du bord et θ est l'angle entre ω_n et la direction de déplacement ω du marcheur.

3.6.2 Description macroscopique pour le modèle de référence

Dans cette section nous dérivons à partir de notre modèle de référence une équation de dérive-diffusion permettant de décrire la dynamique des marcheurs d'un point de vue macroscopique. Par souci de simplicité, nous supposons dans cette démonstration un module de vitesse c constant tel que $\mathbf{v} = c\omega$ (mais l'isotropie et la croissance exponentielle resteraient valable sans cette hypothèse, il suffit que c soit isotrope). Rappelons que nous notons θ l'angle entre la direction de déplacement ω et le vecteur orientation (la normale sortante au bord) $\omega_n(\mathbf{x})$. L'équation de transport décrivant l'évolution de la fonction de distribution $f(\mathbf{x}, \omega, t)$ est alors (cf. Sec. 3.4.1.2)

$$\frac{\partial f}{\partial t} + c\omega \cdot \nabla_x f = \mathcal{C}[f] \quad (3.81)$$

avec l'opérateur de collision

$$\mathcal{C}[f] = -\nu(\theta)f + \int_{-\pi}^{+\pi} \nu(\theta')f'p(\theta; \theta')d\theta' \quad (3.82)$$

La distribution des angles de changement de direction est symétrique autour de la direction incidente θ' , soit

$$p(\theta; \theta') = G(\theta - \theta') \quad (3.83)$$

où G est paire et $\int_{-\pi}^{+\pi} G(u) du = 1$. Ainsi l'équation de transport (Eq. 3.81) devient

$$\frac{\partial f}{\partial t} + c\boldsymbol{\omega} \cdot \nabla_x f = -\nu f + \int_{-\pi}^{+\pi} \nu' f' G(\theta - \theta') d\theta' \quad (3.84)$$

en notant $\nu \equiv \nu(\theta)$ et $\nu' \equiv \nu(\theta')$. En intégrant cette équation sur toutes les directions, nous obtenons l'équation de continuité (cf. Eq. 3.29)

$$\frac{\partial \eta}{\partial t} + \nabla_x \mathbf{j} = 0 \quad (3.85)$$

et en l'intégrant sur toutes les directions après avoir au préalable multiplié chaque terme par le vecteur vitesse $c\boldsymbol{\omega}$

$$\begin{aligned} \frac{\partial \mathbf{j}}{\partial t} + \int_{-\pi}^{+\pi} (c\boldsymbol{\omega} \cdot \nabla_x f) c\boldsymbol{\omega} d\theta &= - \int_{-\pi}^{+\pi} \nu f c\boldsymbol{\omega} d\theta + \int_{-\pi}^{+\pi} d\theta \int_{-\pi}^{+\pi} d\theta' \nu' f' G(\theta - \theta') c\boldsymbol{\omega} \\ &= - \int_{-\pi}^{+\pi} \nu f c\boldsymbol{\omega} d\theta + \int_{-\pi}^{+\pi} \nu' f' g c\boldsymbol{\omega}' d\theta' \\ &= - \int_{-\pi}^{+\pi} \nu f c(1 - g) \boldsymbol{\omega} d\theta \end{aligned} \quad (3.86)$$

où $g = \int_{-\pi}^{+\pi} G(\theta - \theta') \cos(\theta - \theta') d\theta$ est le cosinus moyen de la fonction de phase. Le passage de la première à la deuxième ligne de la dernière équation est justifié par

$$\int_{-\pi}^{+\pi} G(\theta - \theta') \boldsymbol{\omega} d\theta = g \boldsymbol{\omega}' \quad (3.87)$$

Pour aller plus loin, nous approximations la fonction de distribution par les deux premiers termes de son développement en série de Fourier autour de la direction du flux, soit

$$f(\theta) \approx \frac{\eta}{2\pi} + \frac{1}{\pi c} \mathbf{j} \cdot \boldsymbol{\omega} \quad (3.88)$$

et l'Eq. 3.86 devient

$$\begin{aligned}\frac{\partial \mathbf{j}}{\partial t} + \frac{c^2}{2} \nabla_x \eta &\approx - \int_{-\pi}^{+\pi} \nu(\eta + \frac{1}{\pi c} \mathbf{j} \cdot \boldsymbol{\omega}) c(1-g) \boldsymbol{\omega} d\theta \\ &= -c(1-g) \frac{\eta}{2\pi} \boldsymbol{\delta} - \frac{1}{\pi} (1-g) \int_{-\pi}^{+\pi} \nu(\mathbf{j} \cdot \boldsymbol{\omega}) \boldsymbol{\omega} d\theta\end{aligned}\quad (3.89)$$

avec $\boldsymbol{\delta} = \int_{-\pi}^{+\pi} \nu \boldsymbol{\omega} d\theta = \pi b \boldsymbol{\omega}_n$. Le développement en série de Fourier de la fréquence de changement de direction $\nu(\theta)$ autour de la direction du flux et l'utilisation des propriétés d'orthogonalité des intégrales harmoniques permet de montrer que seul le terme d'ordre 0, c'est-à-dire $a = \frac{\nu_l}{1-\beta}$ contribue à l'intégrale du membre de droite et donc

$$\begin{aligned}\int_{-\pi}^{+\pi} \nu(\mathbf{j} \cdot \boldsymbol{\omega}) \boldsymbol{\omega} d\theta &= \int_{-\pi}^{+\pi} a(\mathbf{j} \cdot \boldsymbol{\omega}) \boldsymbol{\omega} d\theta \\ &= \pi a \mathbf{j}\end{aligned}\quad (3.90)$$

L'Eq. 3.89 devient donc

$$\frac{\partial \mathbf{j}}{\partial t} + \frac{c^2}{2} \nabla_x \eta \approx -c(1-g) \frac{\eta}{2\pi} \boldsymbol{\delta} - (1-g) a \mathbf{j}\quad (3.91)$$

En négligeant la variation temporelle du flux nous obtenons l'expression de la densité de flux de probabilité

$$\mathbf{j} \approx -\frac{c^2}{2a(1-g)} \nabla_x \eta + \frac{c}{a} \frac{\eta}{2\pi} \boldsymbol{\delta} = -\frac{1}{2} c^2 \frac{1}{a(1-g)} \nabla_x \eta + \frac{c}{2} \frac{b}{a} \eta \boldsymbol{\omega}_n\quad (3.92)$$

et nous retrouvons, comme pour le modèle de chimiotaxie chez les bactéries, une équation de dérive-diffusion pour le champ de densité, c'est-à-dire

$$\frac{\partial \eta}{\partial t} \approx \nabla [D \nabla_x \eta - \eta \mathbf{u}_c]\quad (3.93)$$

où le coefficient de diffusion D et la vitesse de dérive \mathbf{u}_c sont

$$D = \frac{1}{2} \frac{c^2}{a(1-g)} = \frac{1}{2} \frac{c^2(1-\beta)}{\nu_l(1-g)}\quad (3.94)$$

$$\mathbf{u}_c = \frac{c}{2} \frac{b}{a} \boldsymbol{\omega}_n = \frac{c}{2} \beta \boldsymbol{\omega}_n\quad (3.95)$$

3.6.3 Solution stationnaire isotrope pour le modèle de référence

Dans le modèle de référence, la dépendance angulaire de la fréquence de changement de direction est

$$\nu(\theta; \mathbf{x}) = a(\mathbf{x}) + b(\mathbf{x}) \cos(\theta) \quad (3.96)$$

L'opérateur de collision devient donc

$$\mathcal{C}[f] = -[a(\mathbf{x}) + b(\mathbf{x}) \cos(\theta)]f + \int_{-\pi}^{+\pi} [a(\mathbf{x}) + b(\mathbf{x}) \cos(\theta')] f' G(\theta - \theta') d\theta' \quad (3.97)$$

A l'état stationnaire, l'équation de transport (Eq. 3.84) devient

$$c\boldsymbol{\omega} \cdot \nabla_x f_{stat} = \mathcal{C}[f_{stat}] \quad (3.98)$$

Montrons que cette équation stationnaire admet une solution où la fonction de distribution est isotrope en tout point, soit

$$f_{stat}(\mathbf{x}, \boldsymbol{\omega}) = \frac{\eta_{stat}(\mathbf{x})}{2\pi} \quad (3.99)$$

En reportant cette expression dans l'Eq. 3.98, on obtient que, pour qu'une telle solution isotrope existe, il suffit d'assurer

$$\begin{aligned} c\boldsymbol{\omega} \cdot \nabla_x \eta_{stat} &= a(\mathbf{x}) \eta_{stat}(\mathbf{x}) \left[-1 + \int_{-\pi}^{+\pi} G(\theta - \theta') d\theta' \right] \\ &+ b(\mathbf{x}) \eta_{stat}(\mathbf{x}) \left[-\cos(\theta) + \int_{-\pi}^{+\pi} \cos(\theta') G(\theta - \theta') d\theta' \right] \end{aligned} \quad (3.100)$$

Or

$$\int_{-\pi}^{+\pi} G(\theta - \theta') d\theta' = 1 \quad (3.101)$$

D'autre part, un développement en série de Fourier de $G(\theta - \theta')$, en ce qui concerne sa dépendance en θ' , donne

$$G(\theta - \theta') = \alpha_0(\theta) + \alpha_1(\theta) \cos(\theta') + \beta_1(\theta) \sin(\theta') + \alpha_2(\theta) \cos(2\theta') + \beta_2(\theta) \sin(2\theta') \dots \quad (3.102)$$

et d'après les propriétés d'orthogonalité on a

$$\int_{-\pi}^{+\pi} \cos(\theta') \cos(n\theta') d\theta' = 0 \text{ pour tout entier naturel } n \neq 1 \quad (3.103)$$

$$\int_{-\pi}^{+\pi} \cos(\theta') \sin(n\theta') d\theta' = 0 \text{ pour tout entier naturel } n \quad (3.104)$$

le coefficient de Fourier d'ordre 1 valant

$$\alpha_1(\theta) = \frac{1}{\pi} \int_{-\pi}^{+\pi} G(\theta - \theta') \cos(\theta') d\theta' = \frac{g}{\pi} \cos(\theta) \quad (3.105)$$

avec

$$g = \int_{-\pi}^{+\pi} G(u) \cos(u) du \quad (3.106)$$

La contrainte Eq. 3.100 devient donc

$$c\boldsymbol{\omega} \cdot \nabla_x \eta_{stat} = b(\mathbf{x}) \cos(\theta) \left[-1 + \frac{g}{\pi} \int_{-\pi}^{+\pi} \cos^2(\theta') d\theta' \right] \eta_{stat}(\mathbf{x}) \quad (3.107)$$

soit

$$c\boldsymbol{\omega} \cdot \nabla_x \eta_{stat} = -b(\mathbf{x}) \cos(\theta) (1 - g) \eta_{stat}(\mathbf{x}) \quad (3.108)$$

Cette équation doit être vraie pour tout $\boldsymbol{\omega}$, ce qui impose (en rappelant que $\cos(\theta) = \boldsymbol{\omega} \cdot \boldsymbol{\omega}_n$)

$$\nabla_x \eta_{stat} = -\frac{b(\mathbf{x})(1 - g)}{c} \boldsymbol{\omega}_n(\mathbf{x}) \eta_{stat}(\mathbf{x}) \quad (3.109)$$

Si $\boldsymbol{\omega}_n(\mathbf{x}) \equiv \boldsymbol{\omega}_n$ est uniforme et constant (et notamment toujours dans la même direction) et $b(\mathbf{x}) = b$ est uniforme et constant, cette solution correspond à une stratification exponentielle du champ de densité, soit, en notant x la distance au bord (c'est-à-dire la coordonnée de \mathbf{x} selon $\boldsymbol{\omega}_n$)

$$\eta_{stat}(x) = \eta_{stat}(0) \exp\left(-\frac{b(1 - g)}{c} x\right) \quad (3.110)$$

Ainsi, le paramètre effectif de ce modèle est

$$k = \frac{b(1 - g)}{c} = \frac{1}{c} \frac{\nu_l \beta}{1 - \beta} (1 - g) \quad (3.111)$$

que nous appellerons *coefficient de stratification* et nous avons

$$\eta_{stat}(x) = \eta_{stat}(0) \exp(-kx) \quad (3.112)$$

Cette solution (isotropie et stratification exponentielle) est celle que nous retrouvons numériquement à l'état stationnaire avec une réflexion totale aux frontières dès lors que nous utilisons des conditions aux limites compatibles avec l'isotropie ou que nous observons une partie du domaine suffisamment éloignée des frontières.

Ainsi notre modèle de référence, avec sa dépendance angulaire particulière pour la fréquence de changement de direction $\nu(\theta)$, conduit à une solution analytique exacte de la densité stationnaire de marcheurs en absence de flux aux frontières, ce qui va nous permettre d'étendre la propriété de $E(L)$ établie pour les marches aléatoires de Pearson (Eq. 3.37, Sec. 3.4.2.4) en proposant une expression analytique de $E(L)$ pour notre modèle de référence.

3.6.4 Longueur moyenne de suivi de bord pour le modèle de référence

Dans cette section, nous établissons l'expression analytique de la longueur moyenne de suivi de bord en nous appuyant sur la démarche développée dans la Sec. 3.4.2.4. Nous considérons une bande de largeur Δ le long d'un bord de courbure uniforme. Cette bande, qui sera appelée zone de bord et notée Ω dans la suite de cette section, est délimitée d'un côté par le bord et de l'autre côté par une frontière que nous noterons $\partial\Omega$ (cf. Fig. 3.10). Nous considérons un marcheur obéissant à notre modèle de référence. Comme dans la Sec. 3.4.2.4, nous réalisons aléatoirement une trajectoire de ce marcheur au sein de Ω , depuis son point d'entrée à travers $\partial\Omega$ jusqu'au premier point de sortie à travers $\partial\Omega$. Pour cette trajectoire, nous mesurons la longueur totale L de la trajectoire dans la zone Ω . Ceci signifie que, si la trajectoire sort de Ω à travers le bord, nous interrompons le suivi de cette trajectoire jusqu'à ce qu'elle entre de nouveau dans Ω - forcément à travers le bord - et continuons ensuite à la suivre jusqu'à ce qu'elle ressorte finalement à travers $\partial\Omega$. L est alors la somme des longueurs de toutes les parties de la trajectoire à l'intérieur de Ω (nous sommes ici dans la situation correspondant à une sous-zone Ω' expliquée dans la Sec. 3.4.2.4 et illustrée par la Fig. 3.6b). D'après les équations Eq. 3.37 et Eq. 3.38, l'espérance de L , ou longueur moyenne de suivi

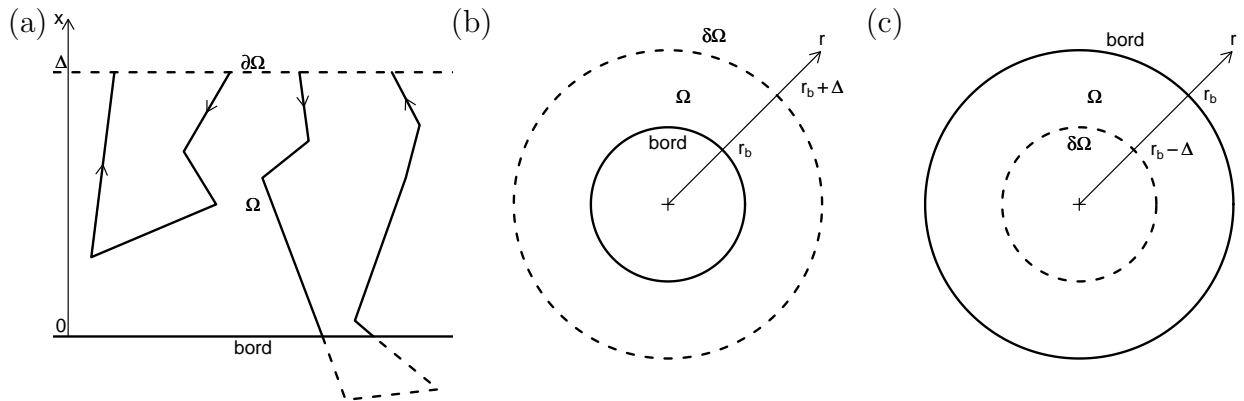


FIGURE 3.10: Illustration des définitions de la zone de bord Ω et de la longueur de suivi de bord L . La zone de bord Ω est délimitée d'un côté par le bord et de l'autre côté par la frontière $\partial\Omega$. Nous notons Δ sa largeur. La longueur de suivi de bord L est définie pour une trajectoire traversant la zone de bord, depuis le point d'entrée à travers la frontière $\partial\Omega$ jusqu'au premier point de sortie à travers $\partial\Omega$. L est la somme de longueurs de toutes les parties de la trajectoire à l'intérieur de la zone de bord. Ainsi, sur la figure a, la trajectoire de gauche est comptée entièrement. Pour la trajectoire de droite les longueurs des deux parties à l'intérieur de la zone de bord, dessinées en trait plein, sont additionnées mais la partie au-delà du bord, dessinée en ligne pointillée, n'est pas prise en compte. (a) Bord droit. (b) Bord concave de rayon r_b (c) Bord convexe de rayon r_b .

de bord, obéit alors à l'équation

$$E(L) = \frac{c \int_{\Omega} \eta(\mathbf{x}) d\mathbf{x}}{\Phi_{\partial\Omega}^+} \quad (3.113)$$

où $\eta(\mathbf{x})$ est la densité de probabilité de présence du marcheur au point \mathbf{x} à l'état stationnaire et $\Phi_{\partial\Omega}^+$ le flux de probabilité incident à travers $\partial\Omega$. Au niveau de la frontière $\partial\Omega$, nous considérons une densité de flux de probabilité incidente ϕ uniforme et lambertienne et donc, d'après l'Eq. 3.47,

$$\Phi_{\partial\Omega}^+ = 2f_{\partial\Omega}cP \quad (3.114)$$

où P est la longueur de la frontière $\partial\Omega$ et $f_{\partial\Omega}$ est la fonction de distribution, uniforme et isotrope, sur la frontière $\partial\Omega$. Au niveau du bord, nous considérons des conditions aux limites qui sont compatibles avec une fonction de distribution isotrope à cette frontière (par exemple une réflexion spéculaire, cf. Sec. 3.6.6). Ainsi toutes les conditions aux limites sont compatibles avec une fonction de distribution f isotrope sur les frontières. Or nous avons établi dans la Sec. 3.6.3 que notre modèle de référence conduit dans ces conditions à un état stationnaire dans lequel la fonction de distribution f est isotrope dans toute la zone Ω ainsi qu'à une stratification exponentielle du champ de densité de probabilité de présence $\eta(\mathbf{x})$ le long du vecteur orientation $\boldsymbol{\omega}_n$. Ici, la courbure constante du bord implique que le système est symétrique par rotation autour du centre de courbure et notamment que $\boldsymbol{\omega}_n = \mathbf{e}_r$ où \mathbf{e}_r est le premier vecteur d'un repère polaire dont l'origine est le centre de courbure. La stratification de $\eta(\mathbf{x})$ est donc radiale (nous noterons $\eta(\mathbf{x}) \equiv \eta(r)$ où r désigne le rayon) et nous avons donc d'après l'Eq. 3.112

$$\eta(r) = \eta(0) \exp(-kr) \quad (3.115)$$

L'isotropie de f implique aussi que $f_{\partial\Omega} = \frac{\eta(\Delta)}{2\pi}$. Ainsi l'Eq. 3.113 devient

$$E(L) = \frac{\pi}{P} \frac{\eta(0)}{\eta(\Delta)} \int_{\Omega} \exp(-kr) d\mathbf{x} \quad (3.116)$$

ce qui conduit, en utilisant l'Eq. 3.115 pour écrire que $\frac{\eta(0)}{\eta(\Delta)} = \exp(k\Delta)$ et en notant $I = \int_{\Omega} \exp(-kr) d\mathbf{x}$, à

$$E(L) = \pi \exp(k\Delta) \frac{I}{P} \quad (3.117)$$

Les expressions de I et P dépendent de la courbure γ du bord (nous définissons la courbure par $\gamma = \frac{1}{r_b}$ pour un bord concave, $\gamma = -\frac{1}{r_b}$ pour un bord convexe et $\gamma = 0$ pour un bord droit, où r_b est le rayon de courbure du bord).

3.6.4.1 Bord droit infini

Il s'agit du cas particulier $r_b \rightarrow +\infty$ et nous utilisons alors le changement de variable $x = r - r_b$. Ainsi le bord correspond à la droite $x = 0$, la frontière $\partial\Omega$ à la droite $x = \Delta$ et la zone de bord à la zone de l'espace comprise entre ces deux droites (cf. Fig. 3.10a). Alors

$$\frac{I}{P} = \int_0^\Delta \exp(-kx) dx \quad (3.118)$$

qui vaut, pour $k \neq 0$

$$\frac{I}{P} = \frac{1}{k} \left[\exp(-kx) \right]_{x=\Delta}^0 = \frac{1}{k} \left[1 - \exp(-k\Delta) \right] \quad (3.119)$$

En injectant cette expression dans l'Eq. 3.117, on obtient finalement

$$E(L_{\gamma=0}) = \frac{\pi}{k} [\exp(k\Delta) - 1] \quad (3.120)$$

On retrouve bien $E(L_{\gamma=0}) = \pi\Delta$ dans le cas de la marche de Pearson (en prenant la limite $k \rightarrow 0$).

3.6.4.2 Bord concave

Utilisons un paramétrage polaire de la zone de bord (cf. Fig. 3.10b) :

$$r_b \leq r \leq r_b + \Delta ; 0 \leq \varphi \leq 2\pi ; dS = r dr d\varphi ; P = 2\pi(r_b + \Delta)$$

Alors

$$I = \int_{r_b}^{r_b+\Delta} \int_{-\pi}^{+\pi} r dr d\varphi \exp[-k(r - r_b)] = 2\pi \int_{r_b}^{r_b+\Delta} \exp[-k(r - r_b)] r dr$$

Soit, pour $k \neq 0$

$$I = \frac{2\pi}{k} \left[\left(r + \frac{1}{k} \right) \exp[-k(r - r_b)] \right]_{r_b+\Delta}^{r_b} = \frac{2\pi}{k} \left[r_b + \frac{1}{k} - \left(r_b + \Delta + \frac{1}{k} \right) \exp(-k\Delta) \right]$$

d'où

$$E(L_{\gamma>0}) = \frac{\pi}{k(r_b + \Delta)} \left[\left(r_b + \frac{1}{k} \right) \exp(k\Delta) - \left(r_b + \Delta + \frac{1}{k} \right) \right] \quad (3.121)$$

3.6.4.3 Bord convexe

Utilisons de nouveau un paramétrage polaire de la zone de bord (cf. Fig. 3.10c) :

$$r_b - \Delta \leq r \leq r_b ; 0 \leq \varphi \leq 2\pi ; dS = r dr d\varphi ; P = 2\pi(r_b - \Delta)$$

Alors

$$I = \int_{r_b - \Delta}^{r_b} \int_{-\pi}^{+\pi} r dr d\varphi \exp(-kr) = 2\pi \int_{r_b - \Delta}^{r_b} \exp[-k(r_b - r)] r dr$$

et donc, pour $k \neq 0$

$$I = \frac{2\pi}{k} \left[\left(r - \frac{1}{k} \right) \exp[-k(r_b - r)] \right]_{r_b - \Delta}^{r_b} = \frac{2\pi}{k} \left[r_b - \frac{1}{k} - \left(r_b - \Delta - \frac{1}{k} \right) \exp(-k\Delta) \right]$$

d'où

$$E(L_{\gamma<0}) = \frac{\pi}{k(r_b - \Delta)} \left[\left(r_b - \frac{1}{k} \right) \exp(k\Delta) - \left(r_b - \Delta - \frac{1}{k} \right) \right] \quad (3.122)$$

On peut résumer ces résultats pour toutes les courbures par

$$\frac{E(L)}{\Delta} = \frac{\pi}{k\Delta \left(\frac{1}{|\gamma\Delta|} + \text{sgn}(\gamma\Delta) \right)} \left[\left(\frac{1}{|\gamma\Delta|} + \frac{\text{sgn}(\gamma\Delta)}{k\Delta} \right) (\exp(k\Delta) - 1) - \text{sgn}(\gamma\Delta) \right] \quad (3.123)$$

où sgn est la fonction signe. La longueur moyenne de suivi le long d'un bord droit $E(L_0)$ (Eq. 3.120) correspond à la limite $\gamma \rightarrow 0$ de l'Eq. 3.123. Cette équation indique que la longueur moyenne de suivi $E(L)$ augmente lorsque la courbure γ décroît ou lorsque le coefficient de stratification k croît (cf. Fig. 3.11).

N.B. : Il est intéressant de noter que l'effet de la courbure n'est pas propre aux marches aléatoires à fréquence de changement de direction asymétrique : Il émerge du déplacement sur des successions de libres parcours en ligne droite. Il y a donc notamment déjà un effet de la courbure pour une marche aléatoire de Pearson que l'on obtient en prenant la limite

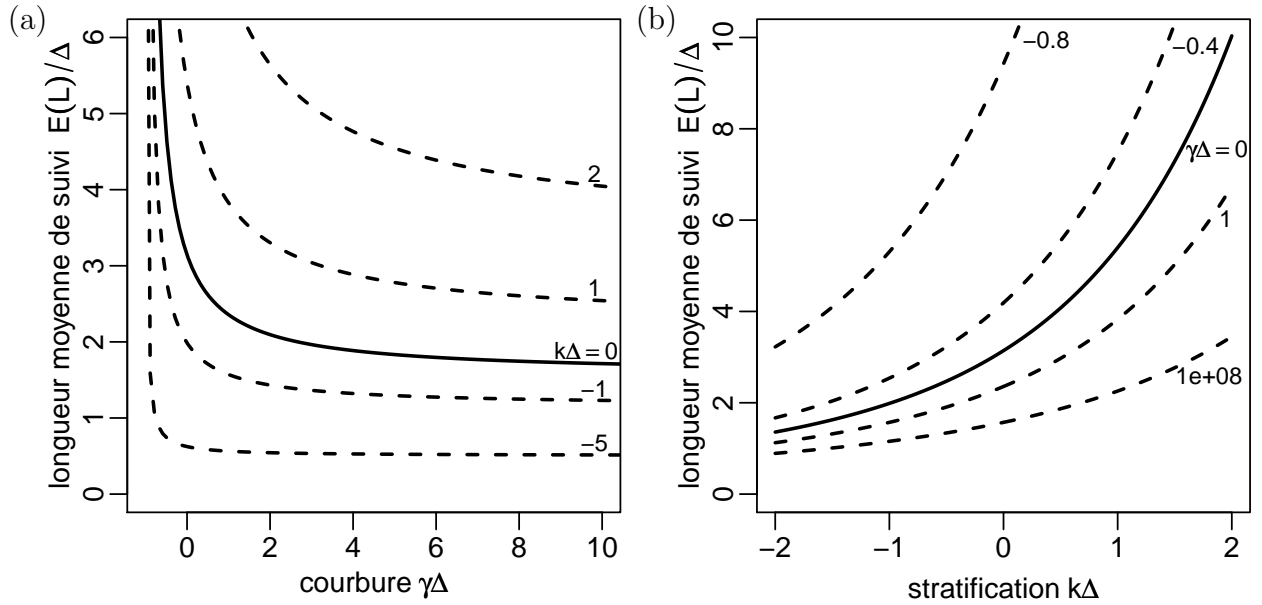


FIGURE 3.11: Évolution de la longueur moyenne de suivi de bord $E(L)$ en fonction de la courbure γ et du coefficient de stratification k avec le modèle de référence selon l'Eq. 3.123. (a) $E(L)$ en fonction de γ pour le modèle diffusif ($k = 0$, en trait plein) ainsi que notre modèle de référence, avec des coefficients de stratification k négatifs (évitement de bord, $k\Delta = -1$ et $k\Delta = -5$) et positifs (suivi de bord, $k\Delta = 1$ et $k\Delta = 5$). Les valeurs du produit $k\Delta$ sont indiquées au-dessus de chaque courbe. (b) $E(L)$ en fonction de k pour le bord droit infini ($\gamma = 0$, trait plein), deux bords concaves ($\gamma\Delta = -0.4$ et $\gamma\Delta = -0.8$) ainsi que deux bords convexes ($\gamma\Delta = 1$ et $\gamma\Delta = 10^8$). Les valeurs du produit $\gamma\Delta$ sont indiquées à droite de chaque courbe.

$k \rightarrow 0$, soit

$$\frac{E(L_{k=0})}{\Delta} = \lim_{k \rightarrow 0} \frac{E(L)}{\Delta} = \frac{\pi}{2} \left(\frac{2 + \gamma\Delta}{1 + \gamma\Delta} \right) \quad (3.124)$$

3.6.5 Interprétation biologique du modèle

Notre démarche de modélisation accorde une importance particulière au fait que tous les mécanismes du modèle proposé puissent être interprétés d'un point de vue biologique, en tenant compte des corpus de connaissances en biologie du comportement (cf. Chap. 2). En ce qui concerne les phénomènes d'agrégation et de construction, une idée importante est que

les fourmis et les termites utilisent des règles de comportement individuelles relativement simples. Ainsi leur déplacement en champ libre (c'est-à-dire en absence de bord) peut être modélisé par une marche aléatoire de Pearson dont nous avons vu qu'elle ne nécessite que des décisions spontanées et aucune capacité de mémorisation de la part de l'insecte. Elle fait intervenir une fréquence de changement ν_l isotrope et une fonction de phase $p(\theta; \theta')$ symétrique autour de la direction d'incidence θ' . Pour modéliser le phénomène de suivi de bord on pourrait imaginer des actes explicites d'alignement de l'insecte parallèlement au bord (des changements de direction orientés ou encore le suivi continu d'une ligne de bord). Puisque nous avons vu que le suivi de bord consiste essentiellement à passer plus de temps près du bord (les longueurs moyennes de suivi de bord sont plus grandes que pour une marche de Pearson) on pourrait aussi considérer des changements de direction orientés vers le bord (et non pas parallèlement au bord). Mais ces deux propositions ne vont pas dans le sens de l'idée de simplicité comportementale évoquée ci-dessus. L'observation expérimentale de trajectoires de fourmis *Messor Sancta* autour de tas de cadavres (Sec. 3.8.2) va dans le même sens : nous verrons ultérieurement en détail que la fonction de distribution f des fourmis est à peu près isotrope quel que soit la distance au bord de l'agrégat, ce qui suggère qu'il n'y a pas d'alignement ou de changement de direction orienté par rapport au bord. Tous ces arguments nous ont conduit à explorer les marches aléatoires à fréquence de changement de direction asymétrique, qui correspondent à des mécanismes comportementaux simples et ne font pas intervenir de changement de direction orienté par rapport au bord : la fonction de phase reste identique à celle observée en champ libre. Le mécanisme fondamental de ces modèles, l'asymétrie de la fréquence de changement de direction, peut être interprété biologiquement de la manière suivante : La réaction comportementale en présence d'un bord dans le champ de perception dépend de la position de ce bord par rapport à la fourmi. Lorsque la fourmi perçoit un bord et qu'elle est orientée vers le bord, elle ne présente pas de réaction comportementale particulière, mais continue à se comporter comme en absence de bord. Cela se traduit dans notre modèle par le fait que, dans ce cas, sa fréquence de changement de direction est identique à celle en absence de bord, c'est-à-dire en champ libre. Si en revanche, sa trajectoire prévisible tend à la faire s'écarter du bord (elle est en train de "perdre" le bord), elle corrige plus souvent sa direction, mais les changements de direction ne sont pas orientés par rapport au bord. La fréquence des changements de direction est d'autant plus élevée que l'écart angulaire de l'orientation de la fourmi avec la direction vers le bord est grand. Ce mécanisme, consistant à continuer de changer de direction aléatoirement comme en champ libre et à simplement multiplier ces changements de direction lorsque la fourmi "perd" le bord, est très simple d'un point de vue comportemental tout en conduisant à la même observation que les propositions précédentes, c'est-à-dire au fait que la fourmi passe

plus de temps près des tas.

Pour complètement définir le modèle, il reste à choisir une dépendance directionnelle pour la fréquence de changement de direction ν . Les mécanismes comportementaux décrits ci-dessus imposent que la fréquence de changement de direction pour une orientation perpendiculaire au bord (vers le bord) soit ν_l mais autorisent ensuite toutes les dépendances qui assurent une fréquence plus élevée pour les autres directions. Notre modèle de référence avec sa dépendance en cosinus (Sec. 3.6.1) n'est donc qu'un modèle possible parmi beaucoup d'autres, mais sa mise en avant est justifiée par d'autres arguments, notamment le fait qu'il conduise à une fonction de distribution isotrope et à une stratification exponentielle du champ de densité de probabilité de présence à l'état stationnaire en l'absence d'influence extérieure et qu'il permette de dériver simplement une équation de dérive-diffusion pour la dynamique du champ de densité dans la zone de bord. Ces propriétés permettent en particulier d'envisager d'utiliser ce modèle pour l'étude de systèmes d'un niveau de complexité plus élevé, comme par exemple les processus de construction de nids tridimensionnels chez les fourmis ou les termites. Pour l'étude du suivi des bords de tas dans le phénomène d'agrégation de cadavres chez la fourmi *Messor Sancta* nous disposerons de données expérimentales plus détaillées et la compatibilité des fonctions de distribution expérimentales autour des tas avec une distribution isotrope, ainsi que celle du champ de densité autour des bords avec une stratification exponentielle motiveront alors ici l'utilisation du choix particulier de la dépendance angulaire correspondant à notre modèle de référence. Ainsi nous pourrions justifier le modèle proposé par les trois types d'arguments avancés au Chap. 2 : il permet un ajustement convaincant des données expérimentales disponibles, il correspond à des images biologiques défendables et il facilite les raisonnements de type macroscopique. Lorsque nous explorerons dans la Sec. 3.7 la question de la modélisation du suivi de bord d'arène chez les blattes et les fourmis (les exemples introduits dans la Sec. 3.5), nous utiliserons également ce modèle de référence mais l'argumentaire sera plus fragile car les données expérimentales disponibles sont insuffisantes pour étudier précisément la dépendance angulaire de ν . Nous verrons d'ailleurs qu'après inversion plusieurs prédictions du modèle resteront insatisfaisantes.

3.6.6 Conditions aux limites

La distribution des marcheurs à l'état stationnaire ne dépend pas seulement du modèle de la marche aléatoire dans la zone de bord mais également des conditions aux limites. Pour assurer les propriétés fortes du modèle de référence (isotropie et croissance exponentielle de la densité), les conditions aux limites doivent être compatibles avec une distribution isotrope

$f = \frac{\eta}{2\pi}$ sur la frontière pour toutes les directions incidentes. Ceci autorise des conditions aux limites diverses :

1. réflexion totale lambertienne ou isotrope sur la frontière (et flux incident nul)
2. raccordement à une zone où f est isotrope à l'état stationnaire
3. combinaison de 1 et 2 (un raccordement à une zone isotrope avec une réflexion partielle à l'interface).

Ces conditions aux limites permettent de représenter des situations différentes. La condition 1 correspond à une frontière infranchissable (absence de marcheurs au-delà de la frontière, par exemple un bord d'arène, un mur, un obstacle, cf. Fig. 3.12a-b). La condition 2 correspond en particulier à une frontière entre une zone de bord (où la fourmi perçoit le bord) et le champ libre où la fourmi ne perçoit pas de bord et effectue une marche aléatoire de Pearson (cf. Fig. 3.12c-d). Mais elle peut être aussi assurée avec une asymétrie de la fréquence de changement de direction inversée au-delà de la frontière ($\nu'(\theta) = \nu^* \frac{1+\beta' \cos(\theta)}{1-\beta'}$ avec $\nu^* > 0$ et $\beta' \in]-1; 0]$) ce qui correspond à des marcheurs changeant plus souvent de direction lorsqu'ils vont vers le bord. Ceci conduit à une décroissance continue du profil de densité et permet donc de représenter une réflexion "étalée" (cf. Fig. 3.12f) ¹⁵. Enfin la condition 3 correspond à une frontière franchissable (déplétion, moins de marcheurs au-delà de la frontière, par exemple le bord d'un tas de cadavres, cf. Fig. 3.12e).

15. La limite $\beta' \rightarrow 1$ correspond aussi à une réflexion totale et lambertienne sur la frontière.

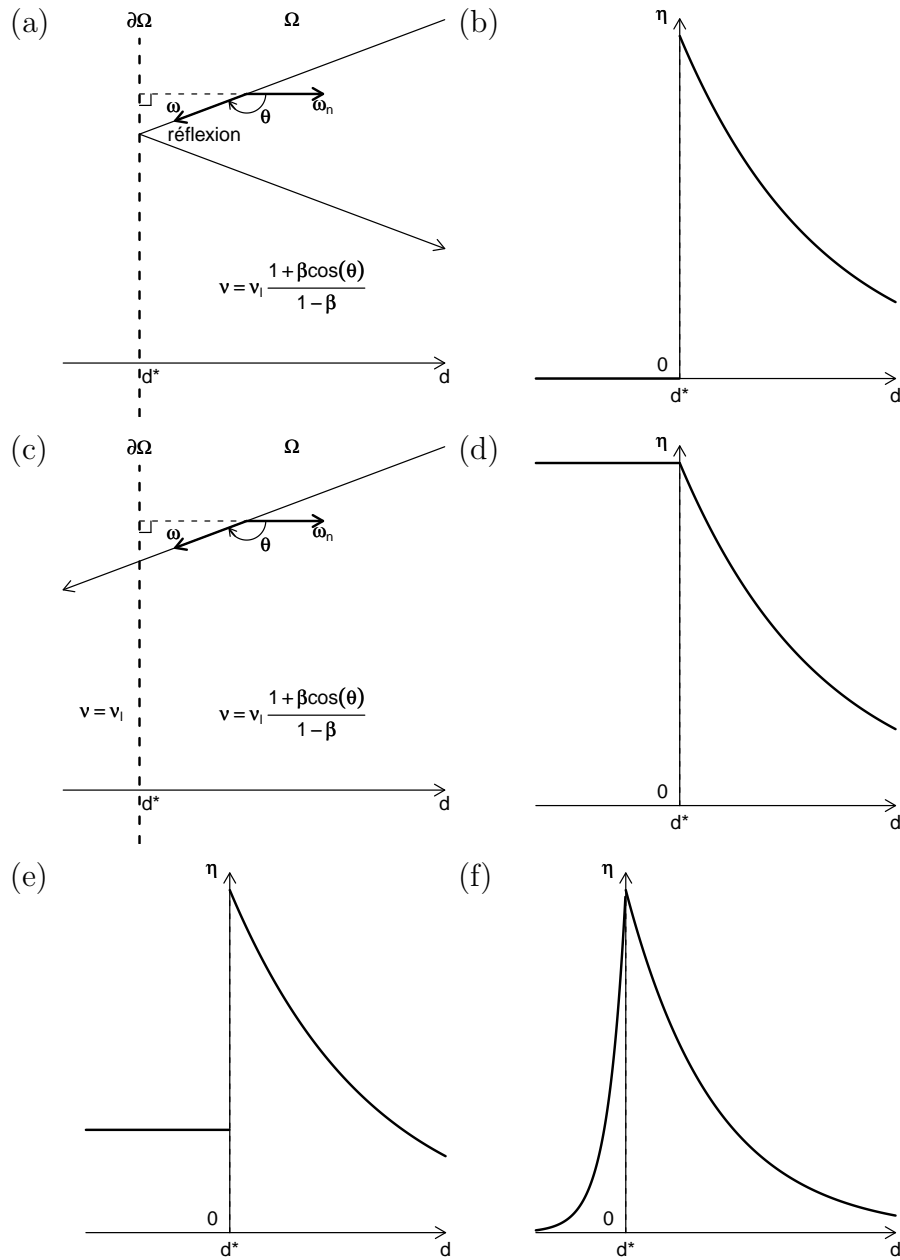


FIGURE 3.12: Illustration de quelques conditions aux limites possibles dans le cas d'un bord droit pour assurer l'isotropie de la fonction de distribution dans Ω avec le modèle de référence. Dans la zone Ω , la fréquence de changement de direction est $\nu(\theta) = \nu_l \frac{1+\beta \cos(\theta)}{1-\beta}$ avec $\nu_l > 0$ et $\beta \in [0; 1[$. $\partial\Omega$ est la frontière de la zone de bord et est parallèle à ce bord. (a-b) Réflexion spéculaire sur la frontière (représentation schématisée et profil de densité de probabilité de présence $\eta(d)$, d étant la distance au bord). (c-d) Raccordement en $\partial\Omega$ à une marche de Pearson au-delà de la frontière (avec une fréquence de changement de direction quelconque) (e) Profil de $\eta(d)$ pour un raccordement en $\partial\Omega$ à une marche de Pearson avec une réflexion partielle à la frontière. (f) Profil de $\eta(d)$ pour un raccordement en $\partial\Omega$ à notre modèle de référence avec une asymétrie inversée de la fréquence de changement de direction au-delà de la frontière ($\nu'(\theta) = \nu^* \frac{1+\beta' \cos(\theta)}{1-\beta'}$ avec $\nu^* > 0$ et $\beta' \in]-1; 0]$).

3.6.7 Variantes du modèle

Des petites modifications apportées à notre modèle de référence, tout en restant dans le cadre des marches aléatoires à fréquence de changement de direction asymétrique et sans introduire des mécanismes beaucoup plus complexes d'un point de vue cognitif (notamment pas de mécanisme d'alignement explicite avec le bord), permettent de modéliser des situations de suivi de bord pour lesquelles on observe une fonction de distribution stationnaire f_{stat} anisotrope dans la zone de bord. L'énoncé comportemental correspondant à notre marche aléatoire à fréquence de changement de direction asymétrique dans la zone de bord était le suivant : D'une part la fonction de phase est identique à celle observée en absence de bord, soit $p = p_l$. D'autre part, la fréquence de changement de direction dépend de l'orientation du marcheur par rapport au bord (qui est repérée par le vecteur orientation ω_n) :

- lorsque le marcheur est orienté vers le bord (ce qui correspond à la direction $-\omega_n$), il change de direction avec la même fréquence ν_l qu'en absence de bord ;
- pour toutes les autres orientations, sa fréquence de changement de direction est plus élevée (elle est d'autant plus élevée que la direction de marche est différente de $-\omega_n$ et notamment maximale lorsque la direction de marche est égale à $+\omega_n$).

Nous avons traduit formellement cette dépendance directionnelle de la fréquence de changement de direction ν par $\nu(\theta) = \nu_l q(\theta)$ en utilisant l'angle θ formé par la direction de marche et le vecteur orientation ω_n : θ est défini sur l'intervalle $[-\pi, \pi[$ et $q(\theta)$ est une fonction paire et décroissante sur l'intervalle $[0; \pi]$ vérifiant $q(\pi) = 1$. Pour le modèle de référence, nous avons utilisé une dépendance en cosinus ($q(\theta) = \frac{1+\beta \cos(\theta)}{1-\beta}$) qui conduit à une solution isotrope pour la fonction de distribution stationnaire (pour des conditions aux limites compatibles avec l'isotropie). Dans cette section nous discutons rapidement trois variantes du modèle :

- une première dans laquelle on garde strictement la même base cognitive en modifiant uniquement la forme de la fonction $q(\theta)$ (en conservant les contraintes) ;
- une seconde dans laquelle on ajoute un mécanisme cognitif supplémentaire, favorisant des libres parcours plus grand lorsque le marcheur a une direction de marche proche de la parallèle au bord (ce qui se traduira aussi par une modification de $q(\theta)$ mais en autorisant cette fois que $q(\theta)$ soit inférieur à 1 pour les directions parallèles) ;
- une dernière dans laquelle on ajoute un mécanisme cognitif différent, introduisant une latéralité dans les changements de direction (ce qui se traduira par une dissymétrie de la fonction de phase).

3.6.7.1 Influence de la dépendance angulaire de la fréquence de changement de direction (sans modification de la proposition cognitive)

Une première possibilité pour étudier des situations anisotropes (sans remettre en cause l'énoncé biologique du modèle) est de considérer une autre forme de la fonction $q(\theta)$ en conservant les contraintes ($q(\theta)$ paire, décroissante sur $[0; \pi]$ et vérifiant $q(\pi) = 1$). Nous avons exploré la possibilité suivante

$$q(\theta) = \frac{1}{1 - \beta} \left[1 + \beta \cos \left(\pi \left| \frac{\theta}{\pi} \right|^\alpha \right) \right] \quad (3.125)$$

avec $\beta \in [0; 1[$ et $\alpha \in [0; +\infty[$. Ce modèle comporte simplement un paramètre supplémentaire (α) par rapport notre modèle de référence (qui correspond au cas particulier $\alpha = 1$). Dans le cas général, la fonction de distribution isotrope n'est plus une solution stationnaire de l'équation de transport. Dans le cas d'un bord droit infini, nous avons cherché une solution stationnaire à flux nul. Pour chercher une telle solution nous avons étudié une configuration où des fourmis se déplacent dans une bande entre d'un côté le bord, où la condition à la limite est une condition de réflexion spéculaire, et de l'autre côté une frontière virtuelle, où la condition à la limite est également une condition de réflexion spéculaire. Ces deux conditions aux limites imposent bien la nullité du flux à l'état stationnaire (aucune fourmi ne traverse). Un ensemble de simulations numériques, fournies par les Figs. 3.13 et 3.14, indique les types de déformations que l'on parvient à obtenir dans le cas d'un bord droit : ce modèle permet notamment de produire un allongement parallèlement au bord pour $\alpha < 1$ et un allongement perpendiculairement au bord pour $\alpha > 1$. Toutefois on observe que les écarts à l'isotropie restent faibles sauf pour des valeurs de α très loin de l'unité (peu réalistes d'un point de vue biologique car elles correspondent à un repérage très précis de la direction ω_n). Cette observation nous indique que, tant que nous en restons à la proposition cognitive initiale, les détails de la dépendance angulaire de la fréquence de changement de direction ont assez peu d'influence et on pourra donc utiliser le modèle de référence avec une relative confiance. On note aussi que les déformations obtenues sont plus fortes pour des valeurs élevées du paramètre d'asymétrie β (correspondant à des fortes stratifications).

3.6.7.2 Introduction de libre parcours plus grands dans les directions de marche proches de la parallèle au bord

Le modèle que nous venons de décrire conduit à une fonction de distribution stationnaire allongée parallèlement au bord lorsque le paramètre α est inférieur à 1. Cependant, comme

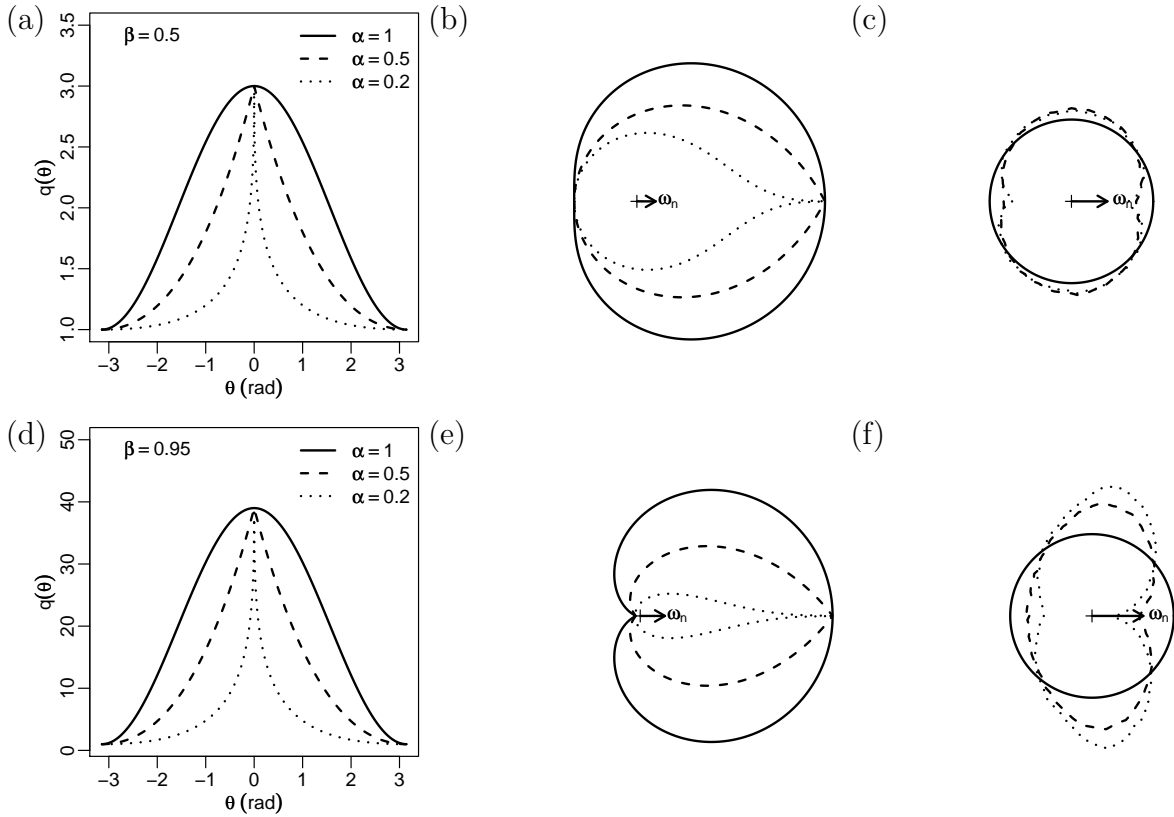


FIGURE 3.13: Influence de la forme de la dépendance angulaire $q(\theta)$ (sans changer les contraintes $q(\theta)$ paire, décroissante sur $[0; \pi]$ et vérifiant $q(\pi) = 1$). Cas $\alpha < 1$. (a) Dépendance angulaire de la fréquence de changement de direction, $q(\theta) = \frac{1}{1-\beta} \left[1 + \beta \cos \left(\pi \left| \frac{\theta}{\pi} \right|^\alpha \right) \right]$, pour $\beta = 0.5$ et pour différentes valeurs de α . (b) Représentation polaire (ρ, θ) avec $\rho(\theta) = q(\theta)$. (c) Fonctions de distributions stationnaires moyennées sur l'épaisseur de la zone de bord $f_{stat}(\theta) = \int_0^\Delta f_{stat}(x, \theta) dx$ correspondant à ces paramètres obtenues par simulation numérique du modèle dans une bande entre un bord droit et une frontière virtuelle avec des conditions de réflexion spéculaire à ces frontières (représentation polaire (ρ, θ) avec $\rho(\theta) = \frac{f_{stat}(\theta)}{\eta_{stat}(r)}$). Les simulations ont été réalisées avec une fonction de phase isotrope et avec le libre parcours de transport correspondant au suivi de bord d'arène chez les fourmis (cf. Sec. 3.5.2, $\frac{\nu_l \Delta}{c} = 0.5$). Pour $\alpha = 1$, on retrouve le modèle de référence (f_{stat} isotrope). Pour $\alpha < 1$, f_{stat} est allongé parallèlement au bord. Toutefois les déformations de f_{stat} sont très faibles quelque soit la valeur de α . Les figures d-f donnent les mêmes information que les figures a-c dans le cas $\beta = 0.95$. Dans ce cas, correspondant à une très forte stratification du champ de densité, les déformations sont un peu plus importantes (notamment pour α loin de l'unité).

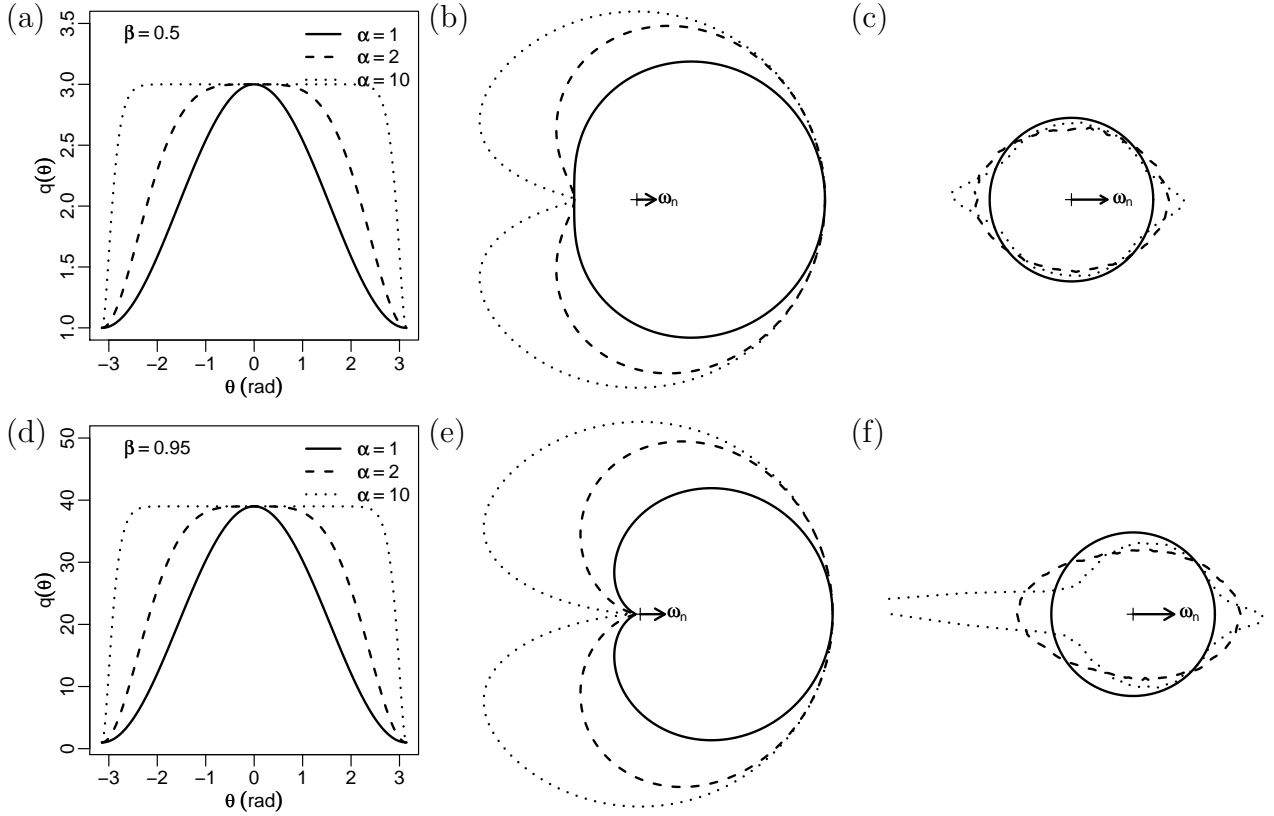


FIGURE 3.14: Influence de la forme de la dépendance angulaire $q(\theta)$ (sans changer les contraintes $q(\theta)$ paire, décroissante sur $[0; \pi]$ et vérifiant $q(\pi) = 1$). Cas $\alpha > 1$. (a) Dépendance angulaire de la fréquence de changement de direction, $q(\theta) = \frac{1}{1-\beta} \left[1 + \beta \cos \left(\pi \left| \frac{\theta}{\pi} \right|^\alpha \right) \right]$, pour $\beta = 0.5$ et pour différentes valeurs de α . (b) Représentation polaire (ρ, θ) avec $\rho(\theta) = q(\theta)$. (c) Fonctions de distributions stationnaires moyennées sur l'épaisseur de la zone de bord $f_{stat}(\theta) = \int_0^\Delta f_{stat}(x, \theta) dx$ correspondant à ces paramètres obtenues par simulation numérique du modèle dans une bande entre un bord droit et une frontière virtuelle avec des conditions de réflexion spéculaire à ces frontières (représentation polaire (ρ, θ) avec $\rho(\theta) = \frac{f_{stat}(\theta)}{\eta_{stat}(r)}$). Les simulations ont été réalisées avec une fonction de phase isotrope et avec le libre parcours de transport correspondant au suivi de bord d'arène chez les fourmis (cf. Sec. 3.5.2, $\frac{\nu_l \Delta}{c} = 0.5$). Pour $\alpha = 1$, on retrouve le modèle de référence (f_{stat} isotrope). Pour $\alpha > 1$, f_{stat} est allongé perpendiculairement au bord. Toutefois les déformations de f_{stat} sont très faibles. Les figures d-f donnent les mêmes informations que les figures a-c dans le cas $\beta = 0.95$. Dans ce cas, correspondant à une très forte stratification du champ de densité, les déformations sont un peu plus importantes (notamment pour α loin de l'unité).

nous imposons que $q(\theta)$ soit décroissant sur $[0; \pi]$, cet allongement est modéré (pour des valeurs réalistes de α). Cette contrainte est directement liée à notre énoncé cognitif et nous ne pouvons pas la lever sans ajouter un ingrédient comportemental supplémentaire. Nous avons exploré l'idée suivante : Nous admettons qu'il existe un mécanisme conduisant le marcheur à considérer les directions parallèles au bord comme encore plus favorables que celles dirigées vers le bord. Pour des insectes comme des fourmis ou des blattes cela pourrait traduire un comportement en lien avec la possibilité du maintien d'un contact antennaire avec le bord. En termes de fréquence de changement de direction (si nous continuons à n'agir que sur cette composante du modèle et pas sur la fonction de phase) cela se traduit par le fait que $\nu(\theta)$ peut être inférieur à ν_l pour des directions proches de la parallèle au bord ($q(\theta) < 1$). Dans cet esprit nous avons étudié la dépendance angulaire suivante

$$q(\theta) = \frac{1}{1 - \beta} \left[\frac{1 - \gamma + \frac{\gamma^2}{4}}{1 - \gamma \cos(2\theta) + \frac{\gamma^2}{4}} + \beta \cos(\theta) \right] \quad (3.126)$$

avec $\beta > 0$ et $\gamma \in [0; 1]$. Ce modèle comporte aussi, comme pour la variante précédente, un seul paramètre supplémentaire (γ) par rapport notre modèle de référence (qui correspond au cas particulier $\gamma = 0$). Nous reportons dans la Fig. 3.15 un ensemble de simulations numériques réalisées avec les mêmes conditions aux limites que pour la variante précédente (imposant la nullité du flux à l'état stationnaire), illustrant les types d'allongements de la fonction de distribution que nous pouvons obtenir avec ce modèle. Ces allongements peuvent être plus importants que dans la variante précédente. Nous observons que la solution obtenue est telle que la dépendance angulaire de la fonction de distribution est identique en tout point du domaine. La fonction de distribution s'écrit donc $f_{stat}(r, \theta) = \eta_{stat}(r)g(\theta)$, r étant la distance au bord et θ l'angle entre la direction de déplacement et le vecteur ω_n , la fonction $g(\theta)$ vérifiant $\int_{-\pi}^{+\pi} g(\theta) d\theta = 1$. Si nous admettons que la solution est effectivement à variables séparées alors il est facile de montrer qu'il existe une constante k telle que l'équation de transport stationnaire se réécrit

$$\frac{1}{\eta_{stat}(r)} \frac{d\eta_{stat}}{dr} = -k \quad (3.127)$$

$$-q(\theta)g(\theta) + \frac{1}{2\pi} \int_{-\pi}^{+\pi} q(\theta')g(\theta')d\theta' = -\frac{ck}{\nu_l} \cos(\theta)g(\theta) \quad (3.128)$$

On retrouve donc bien la stratification exponentielle du champ de densité et on voit que la distribution angulaire $g(\theta)$ est solution d'une équation de Fredholm de deuxième espèce en $q(\theta)g(\theta)$. On peut noter que, dans le cas d'une fonction de phase isotrope, une solution analytique du système Eq. 3.127-Eq. 3.128, avec l'expression de $q(\theta)$ donnée par l'Eq. 3.126,

est disponible de la forme

$$f_{stat}(r, \theta) = \eta_{stat}(r) \left(1 - \frac{\gamma}{1 + \frac{\gamma^2}{4}} \cos(2\theta) \right) \quad (3.129)$$

où $\eta_{stat}(r)$ est encore stratifié exponentiellement avec $k = \frac{v_l}{c} \frac{\beta}{1-\beta}$ (cf. Annexe A). Les résultats reportés sur la Fig. 3.15 indiquent que l'on peut pratiquement obtenir des très fortes anisotropies (la fonction de distribution étant très allongée et les directions perpendiculaires étant presque dépeuplées) mais la fonction particulière que nous avons utilisée à ce stade, pour les raisons analytiques indiquées ci-dessus, est telle que pour augmenter l'anisotropie nous devons augmenter le paramètre γ et que, pour des γ élevés, la contrainte de positivité de la fonction $q(\theta)$ impose de prendre des valeurs de β faibles ce qui se traduit par une faible stratification. Ce modèle est donc intéressant d'un point de vue théorique mais très limité en terme de possibilités d'applications pratiques. Rien ne semble par contre empêcher de jouer largement sur la fonction $q(\theta)$ pour obtenir simultanément un allongement et une stratification importante (mais cela ne se fera certainement plus analytiquement).

3.6.7.3 Introduction d'une latéralité des changements de direction

Dans les variantes présentées jusqu'ici nous avons uniquement modifié la dépendance angulaire de la fréquence de changement de direction (la fonction $q(\theta)$) et sommes donc resté dans le cadre des marches à fréquence de changement de direction asymétriques. Si ces modèles s'avèrent insuffisants pour modéliser une situation de suivi de bord, on peut envisager d'ajouter un autre mécanisme cognitif en introduisant une latéralité dans les changements de direction pour favoriser les directions de marche proche de la direction parallèle au bord (on peut alors conserver la fonction $q(\theta)$ du modèle de référence ou combiner cette nouvelle proposition avec l'une des variantes précédentes). Cela se traduit formellement par une modification de la fonction de phase. Néanmoins nous pensons qu'il est préférable de ne pas introduire de choix explicite d'une direction préférentielle (comme nous l'avons fait à plusieurs reprises dans les phases de recherche précédents notre proposition de la marche à fréquence de changement de direction asymétrique, cf. Sec. 3.3) car un tel mécanisme est, d'un point de vue cognitif, beaucoup plus complexe que les mécanismes que nous avons utilisés jusqu'à présent. Une possibilité est alors de simplement introduire une dissymétrie gauche-droite dans la fonction de phase, en multipliant la fonction de phase du champ libre (p_l) par une fonction favorisant soit les changements de direction vers la gauche soit les changements de direction vers la droite selon que l'un ou l'autre côté est plus proche de

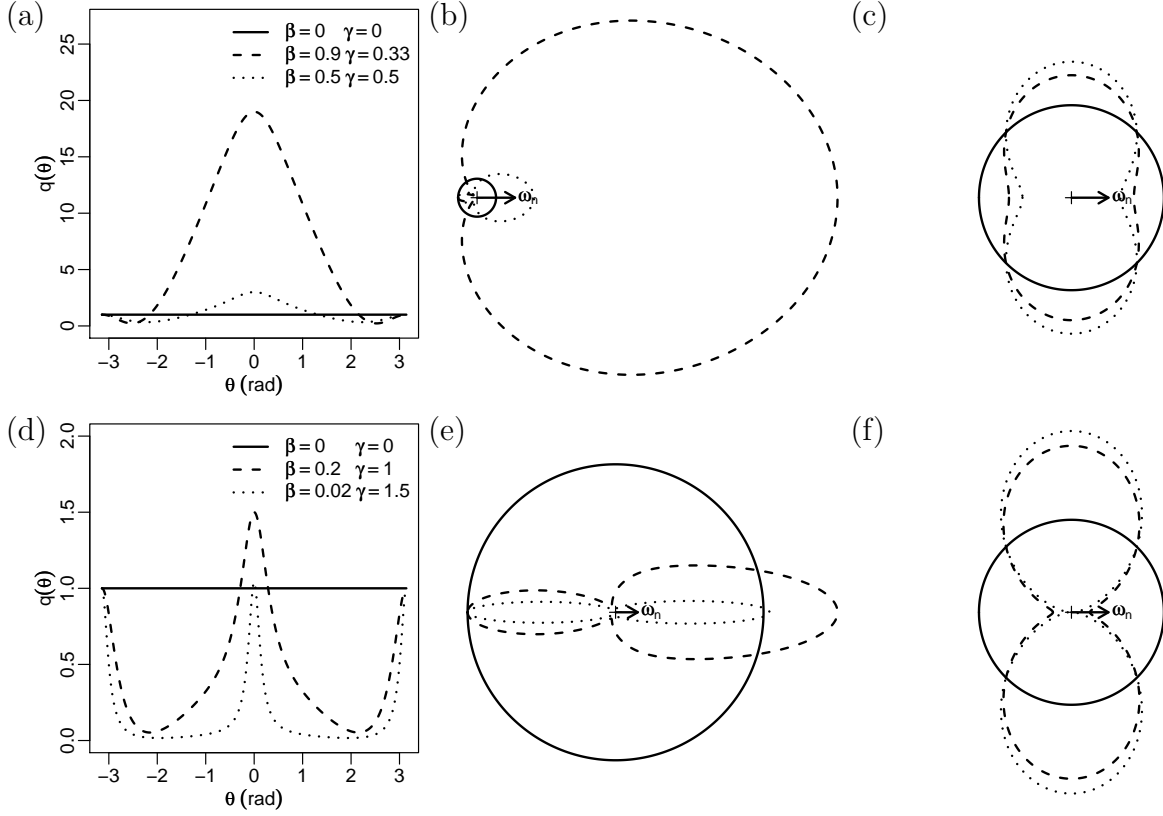


FIGURE 3.15: Variante du modèle dans laquelle les libres parcours sont plus grands dans les directions de marche proche de la parallèle au bord. (a) Dépendance angulaire de la fréquence de changement de direction, $q(\theta) = \frac{1}{1-\beta} \left[\frac{1-\gamma+\frac{\gamma^2}{4}}{1-\gamma \cos(2\theta)+\frac{\gamma^2}{4}} + \beta \cos(\theta) \right]$, pour différentes valeurs des paramètres β et γ . (b) Représentation polaire (ρ, θ) avec $\rho(\theta) = q(\theta)$. (c) Fonctions de distributions stationnaires $f_{stat}(\theta)$ à la distance r d'un bord droit correspondant à ces paramètres (représentation polaire (ρ, θ) avec $\rho(\theta) = \frac{f_{stat}(\theta)}{\eta_{stat}(r)}$). Il s'agit de la solution de l'équation de transport qui est symétrique par rapport à la direction perpendiculaire à ω_n avec une fonction de phase isotrope. Cette solution s'écrit $f_{stat}(r, \theta) = \eta_{stat}(r) \left(1 - \frac{\gamma}{1+\frac{\gamma^2}{4}} \cos(2\theta) \right)$. Pour $\gamma = 0$, on retrouve le modèle de référence (f_{stat} isotrope). Pour $\gamma > 0$, f_{stat} est allongé parallèlement au bord. Les figures e-h donnent les mêmes informations que les figures a-d pour des valeurs plus élevées de γ . L'allongement obtenu est alors plus marqué et il n'y a quasiment plus de marcheurs dans les directions proches de la perpendiculaire au bord. Dans ces cas la contrainte de positivité de la fonction $q(\theta)$ impose de prendre des valeurs de β faibles (et donc la stratification du champ de densité est faible).

la direction parallèle au bord, sans pour autant modifier fondamentalement les capacités d'exploration de la fourmi (notamment l'amplitude de ses changements de direction).

3.6.7.4 Longueur moyenne de suivi de bord pour une solution stationnaire anisotrope

Lors du calcul des longueurs moyennes de suivi de bord avec une fonction de distribution anisotrope nous devons légèrement modifier le raisonnement que nous avons mené une première fois avec la marche de Pearson (cf. Sec. 3.4.2.4) et une seconde fois avec notre modèle de référence (cf. Sec. 3.6.4). Nous pouvons repartir de l'Eq. 3.37 et du système Eq. 3.38 et Eq. 3.39, mais la moyenne des cosinus des angles d'incidence de l'Eq. 3.46, qui correspondait à une distribution isotrope, doit être remplacée par celle correspondant à la distribution effective. Notons $\langle \cos(\theta) \rangle_{incident}$ cette moyenne. Pour les exemples que nous avons traités ci-dessus (variables séparables et solution sans flux et symétrique par rapport à la parallèle au bord droit infini), la longueur moyenne de suivi de bord de l'Eq. 3.120 devient alors

$$E(L_{\gamma=0}) = \frac{2}{\langle \cos(\theta) \rangle_{incident}} \frac{\exp(k\Delta) - 1}{k} \quad (3.130)$$

Ce résultat nous a permis de calculer la longueur moyenne de suivi de bord dans chacun des exemples de la Fig. 3.15. Nous observons que pour des stratifications identiques à celles du modèle de référence, la longueur moyenne de suivi de bord peut être augmenté d'un facteur 1.5 au maximum ce qui est le reflet de la solution en $\cos(2\theta)$ que nous avons cherché à obtenir analytiquement dans cet exemple. Pour augmenter plus significativement la longueur de suivi de bord il faudrait utiliser une forme de la dépendance angulaire de la fréquence de changement de direction qui favorise d'avantage les directions parallèles que ne le fait la fonction $\cos(2\theta)$ avec ses deux lobes dont la largeur ne permet pas de réduire suffisamment la valeur de $\langle \cos(\theta) \rangle_{incident}$.

Pour explorer l'effet de l'anisotropie de la fonction de distribution sur la dépendance de $E(L)$ à la courbure du bord, nous n'avons pas réussi à raisonner analytiquement (même avec le modèle simplifié de l'Eq. 3.126) mais nous pouvons anticiper qu'une anisotropie favorisant les directions parallèles implique que les longueurs moyennes de suivi de bord diminuent plus rapidement lorsque la courbure augmente (la sensibilité à la courbure devient même infinie lorsque la fonction de distribution se résume à deux directions dans les deux directions parallèles au bord). En effet nous avons déjà vu avec la marche de Pearson ou avec notre modèle de référence que le mécanisme responsable de la sensibilité à la courbure était le

déplacement en ligne droite dans un espace à symétrie circulaire et que cet effet est d'autant plus marqué que les directions tangentes au bord sont favorisées.

3.7 Application aux exemples de la littérature : travail exploratoire

Dans cette section nous montrerons à partir de deux exemples concrets très simples comment notre modèle peut être utilisé pour étudier un phénomène de suivi de bord. Nous considérerons pour cela de nouveau les travaux expérimentaux sur le déplacement des blattes *Blattella germanica* [43] et des fourmis *Messor Sancta* le long d'un bord de courbure constante, introduits en début de ce chapitre (cf. Sec. 3.5) et tenterons de modéliser ces situations à l'aide de notre modèle de référence. Pour l'exemple des blattes nous ne disposons que de données concernant une seule courbure mais pour les fourmis nous disposons de données concernant le bord droit ainsi que plusieurs courbures. Pour ce second exemple nous commencerons par étudier le bord droit. Nous verrons notamment comment le seul paramètre du modèle, le paramètre d'asymétrie β de la fréquence de changement de direction peut être inversé à partir de ce seul jeu de données expérimentales. Nous serons alors en mesure de tenter une prédiction des effets de courbure. Ces deux exemples nous donneront une idée des ordres de grandeur de β que l'on peut rencontrer en situation expérimentale et de l'importance de la stratification du champ de densité de probabilité de présence η_{stat} correspondant. Ils permettront également de prendre conscience des limites du modèle de référence en ce qui concerne les effets de la courbure du bord et les valeurs maximales de densité.

Pour le champ libre, que ce soit pour les blattes ou les fourmis, nous utilisons le modèle de marche aléatoire de Pearson proposé par les auteurs. En ce qui concerne le modèle de marche asymétrique (dans sa version de référence) pour la zone de bord, ν_l et p_l étant connus, les seuls paramètres inconnus sont le paramètre d'asymétrie β et l'extension de la zone de bord, Δ . Pour Δ nous utilisons la valeur utilisée expérimentalement par les auteurs pour définir la distance de perception. Pour inverser la valeur de β nous utilisons les mesures effectuées concernant la longueur moyenne de suivi de bord $\langle L \rangle$ ¹⁶. L'Eq. 3.123 permet alors

16. Les longueurs moyennes de suivi de bord $\langle L \rangle$ se déduisent facilement de la fraction de temps f_b passée dans la zone de bord mesurée expérimentalement (pour les blattes) ou de la durée moyenne de suivi de bord mesurée expérimentalement (pour les fourmis). Dans l'exemple de blattes nous considérons que les vitesses de déplacement c_b dans la zone de bord et c_c dans la zone centrale sont égales (puisque les valeurs mesurées expérimentalement sont très proches) et donc f_b est aussi égale à la fraction de la longueur des trajectoires dans la zone de bord, ce qui conduit à $\langle L \rangle = \frac{f_b \langle L_c \rangle}{1-f_b} = 7.85$ cm, où la longueur moyenne passée par une

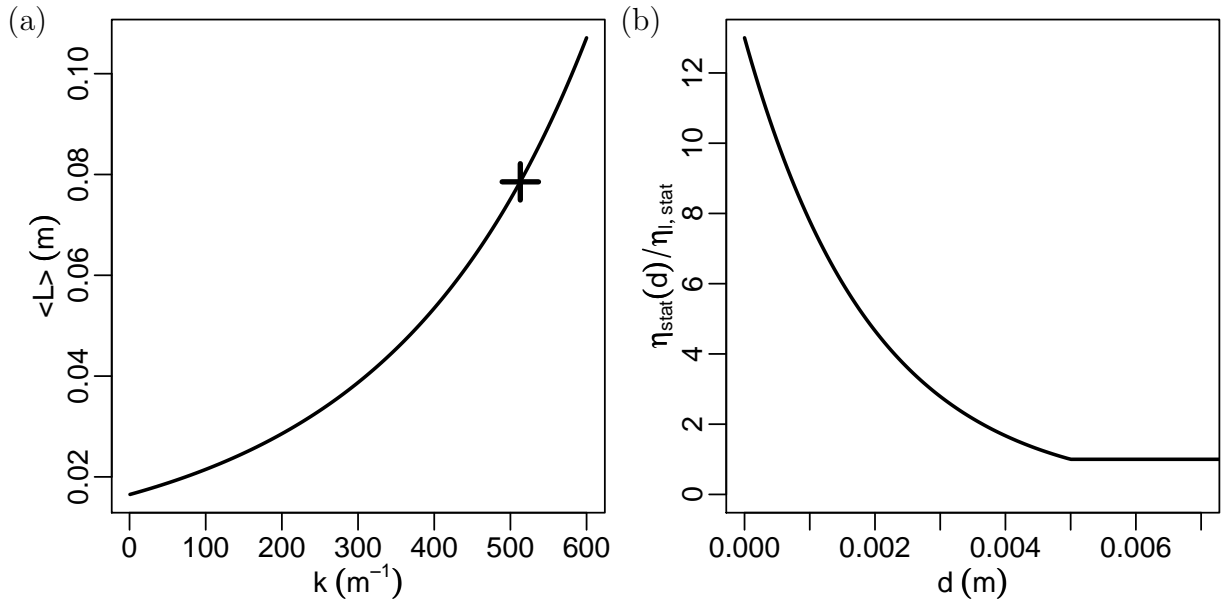


FIGURE 3.16: Modélisation avec le modèle de référence du suivi de bord des blattes *Blatella germanica* étudié par Jeanson et coll. [43]. (a) Ajustement du coefficient de stratification k à partir de la longueur moyenne de suivi du bord d'arène, $\langle L \rangle$. L'évolution de $\langle L \rangle$ en fonction de k selon le modèle de référence (Eq. 3.123) est tracée en traits pleins. La croix indique la mesure expérimentale réalisée ($\langle L \rangle = 7.85$ cm) qui correspond à $k \approx 513$ m^{-1} . (b) Profil de la densité de probabilité de présence surfacique d'une blatte à l'état stationnaire en fonction de la distance d au bord (correspondant à $k = 513$ m^{-1}). $\eta_{stat}(d)/\eta_{l,stat}$ est le rapport entre les densités de probabilité de présence à la distance d au bord de l'arène et en champ libre.

de déterminer par inversion le coefficient de stratification $k = \nu_l(1 - g)\beta$ et, comme dans les deux exemples nous connaissons le facteur $\nu_l(1 - g)$ (qui est l'inverse du libre parcours moyen de transport et a été déterminé en champ libre) nous pouvons déduire de ce paramètre effectif k le paramètre comportemental β (cf. Figs. 3.16 et 3.17). Nous obtenons dans les deux cas des valeurs proches : $k \approx 513$ m^{-1} pour les blattes et $k \approx 625$ m^{-1} pour les fourmis. Après cette phase d'inversion, nous pouvons confronter les prédictions du modèle à ce que nous savons à partir des observations expérimentales (en excluant la longueur moyenne de suivi qui a été utilisée pour l'inversion). La première prédiction est la stratification exponentielle de la densité. Nous ne disposons pas de mesures du champ de densité mais nous pouvons calculer

blatte dans la zone centrale, $\langle L_c \rangle$, peut être calculée à partir de l'Eq. 3.49 (puisque nous avons une marche de Pearson dans la zone centrale et que le modèle de référence assure une densité de flux de probabilité d'entrée isotrope et uniforme dans la zone de bord) : $\langle L_c \rangle = \frac{\pi(R-\Delta)}{2}$ où $R = 5.5$ cm est le rayon de l'arène et $\Delta = 0.5$ cm l'extension de la zone de bord. Dans l'exemple de fourmis nous avons pour le bord droit $\langle L \rangle = c \langle T \rangle = 10.95$ cm.

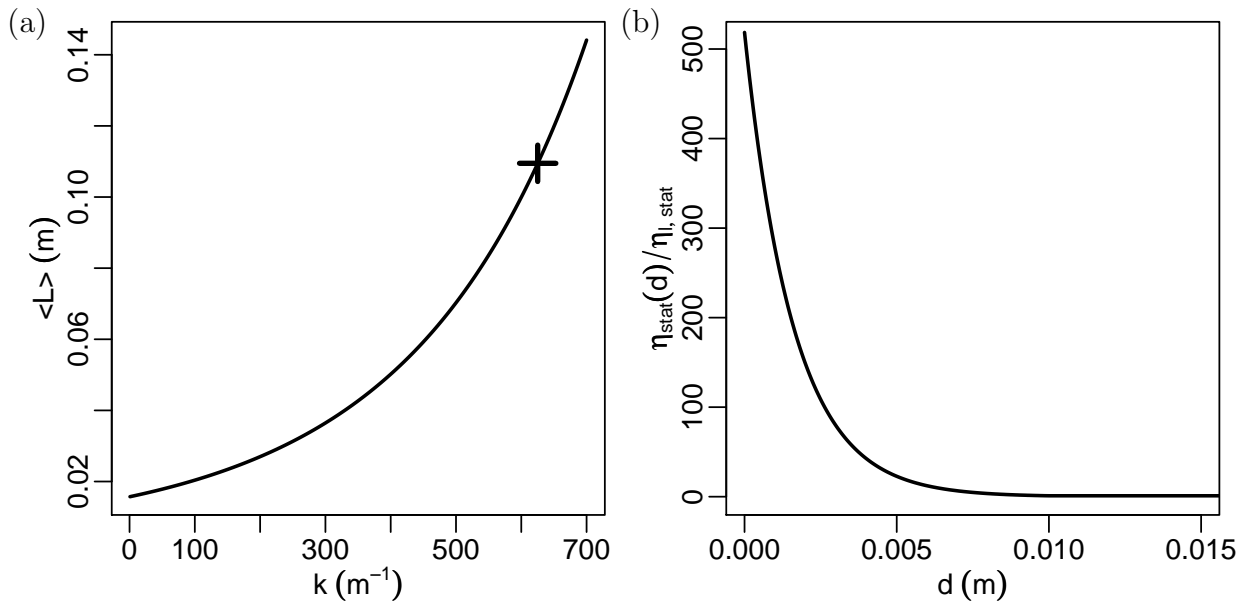


FIGURE 3.17: Modélisation avec le modèle de référence du suivi de bord des fourmis *Messor Sancta* étudié par Casellas et coll. [20]. (a) Ajustement du coefficient de stratification k à partir de la longueur moyenne de suivi du bord d'arène, $\langle L \rangle$. L'évolution de $\langle L \rangle$ en fonction de k selon le modèle de référence (Eq. 3.123) est tracée en traits pleins. La croix indique la mesure expérimentale réalisée ($E(L) = 10.95$ cm) qui correspond à $k \approx 625 m^{-1}$. (b) Profil de la densité de probabilité de présence surfacique d'une fourmi à l'état stationnaire en fonction de la distance d au bord (correspondant à $k = 625 m^{-1}$). $\eta_{stat}(d)/\eta_{l,stat}$ est le rapport entre les densités de probabilité de présence à la distance d au bord de l'arène et en champ libre.

les valeurs maximales des densités (celles observées au contact avec le bord) et vérifier que ces densités sont réalistes. Pour les blattes nous trouvons une densité 13 fois plus grande que la densité en champ libre, ce qui est acceptable, mais pour les fourmis, nous trouvons une densité 500 fois supérieure à celle observable en champ libre (soit 100 fourmis par cm^2) et cette densité est totalement irréaliste et incompatible avec les observations visuelles (cf. Figs. 3.16 et 3.17). Nous trouvons donc un premier désaccord entre notre modèle de référence et les observations : la stratification exponentielle est trop forte dans le cas des fourmis.

Dans le cas des fourmis nous pouvons tenter une seconde prédiction : notre modèle, ajusté avec les seules données du bord droit, est-il capable de prédire l'influence de la courbure sur la longueur moyenne de suivi ? A l'aide des résultats théoriques de la Sec. 3.6.4, nous prévoyons une longueur moyenne de suivi de bord 20% plus petite pour un obstacle circulaire de diamètre 2 cm que celle obtenue pour le bord droit (cf. Fig. 3.18). Bien que cet effet de la courbure aille dans le bon sens (diminution des longueurs de suivi de bord) il est nettement moins fort que l'effet observé expérimentalement : la diminution observée est de 50% là où nous avons trouvé 20%. Nous constatons donc que notre modèle de référence est en désaccord avec les observations, à la fois en ce qui concerne la stratification du champ de densité et en ce qui concerne l'effet de la courbure (notons qu'à cause de l'allure exponentielle de la stratification de la densité dans la zone de bord, cette stratification ainsi que l'effet de la courbure seraient les mêmes si la distance de perception réelle du bord était plus grande que la largeur Δ supposée dans l'étude et donc le désaccord observé ne peut pas être expliqué par une mauvaise estimation de Δ). Nous pouvons par contre observer que ces deux désaccords vont dans le sens des premières conclusions que nous avons obtenues dans la section sur les variantes du modèle (cf. Sec. 3.6.7) : si nous acceptons que dans le cadre du suivi de bord d'arène chez les blattes et les fourmis il existe un mécanisme comportemental supplémentaire qui favorise les directions parallèles au bord, alors d'une part la même longueur moyenne de suivi pourra être ajustée avec un taux de stratification plus faible (du fait de la non-isotropie de la fonction de distribution) et d'autre part la sensibilité à la courbure sera plus forte. Une première observation expérimentale a été faite dans le cas des blattes qui renforce cette piste de travail. La distribution angulaire des directions de déplacement des blattes quittant la zone de bord ne correspond pas à une isotropie de la fonction de distribution mais à une distribution dans laquelle les directions tangentielles sont plus fréquentes. Cependant nous n'avons pas de données expérimentales plus détaillées et notre travail formel concernant les variantes du modèle jouant sur d'autres dépendances angulaires de la fréquence de changement de direction reste embryonnaire. Nous sommes ici face à un exemple d'aller-retour entre travail expérimental et travail de modélisation qui est typique de la démarche que nous avons discutée dans le Chap. 2. Les protocoles

expérimentaux, ayant conduit aux données dont nous nous sommes servies pour l'inversion, ne sont pas adaptées à une démarche de modélisation qui a évolué (volonté d'écrire la marche en champ bi-dimensionnel là où les premières idées correspondaient à une modélisation mono-dimensionnelle du suivi de bord). Nous allons donc devoir concevoir de nouveaux protocoles expérimentaux mais nous avons déjà la conviction que le modèle de marche devra aller au-delà de notre modèle de référence (pour rendre compte de l'anisotropie de la fonction de distribution) et notre maîtrise formelle des propositions alternatives concernant la description de la dépendance angulaire de la fréquence de changement de direction et surtout de leur effet sur le champ de distribution n'est pas aujourd'hui suffisante pour que nous puissions faire des propositions pertinentes concernant la conception d'un nouveau dispositif expérimental. La question du suivi du bord d'arène passera donc par un travail formel qui est d'autant plus intéressant qu'il bénéficiera certainement aux recherches concernant le déplacement d'insectes au sein de constructions tri-dimensionnelles lorsque les piliers et parois sont suffisamment maçonnés pour être semblables à des bords d'arène en terme de régularité. Dans la suite de cette thèse nous allons nous concentrer sur des questions d'agrégation de cadavres dans lesquelles nous verrons que l'isotropie de la fonction de distribution stationnaire est une bonne approximation. Nous ne rencontrerons donc pas ces difficultés formelles et le rapport à l'expérimental sera immédiatement possible.

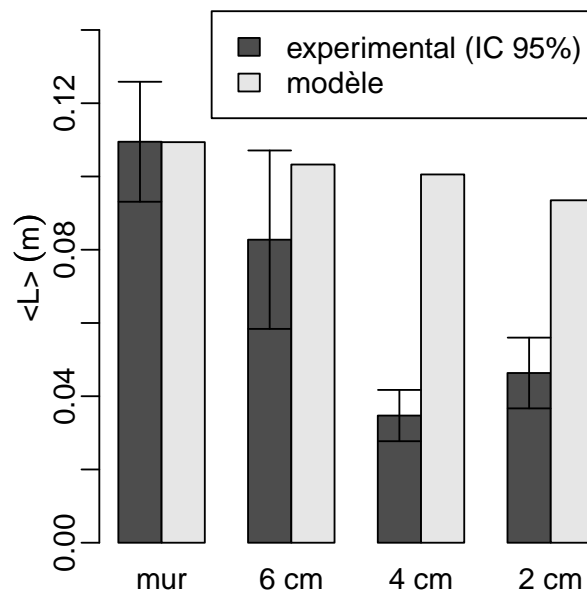


FIGURE 3.18: Longueurs moyenne de suivi $\langle L \rangle$ prédites par notre modèle pour les quatre bords étudiés expérimentalement par Casellas et coll. [20]. L'ajustement a été effectué en utilisant le bords droit uniquement ($k = 625 \text{ m}^{-1}$). L'effet de la courbure (la diminution de $\langle L \rangle$ lorsque la courbure augmente) prédit par le modèle est moins fort que celui observé expérimentalement.

3.8 Application aux phénomènes d'agrégation et de construction

Jusqu'à maintenant nous avons uniquement étudié des exemples, issus de la littérature, dans lesquels le bord était défini sans ambiguïté et de courbure constante, ce qui permettait de définir facilement le vecteur orientation ω_n en tout point (comme la normale sortant du bord au point le plus proche). L'objectif de ces exemples était d'illustrer une première fois l'inversion de notre modèle de suivi de bord à partir de données expérimentales. Nous avons utilisé le modèle le plus simple possible (notre modèle de référence) et nous n'avons donc pas cherché à rendre compte de l'anisotropie de la fonction de distribution stationnaire constatée expérimentalement pour les blattes car ceci aurait nécessité de réaliser des expériences supplémentaires (pour caractériser précisément cette anisotropie) et d'utiliser une des variantes du modèle introduites dans la Sec. 3.6.7, donc de complexifier l'acte d'inversion (notamment en termes de nombre de paramètres et de possibilités de calcul analytique). Nous allons maintenant plus loin en ce qui concerne l'objet central de cette thèse qui est le phénomène d'agrégation de cadavres chez les fourmis *Messor Sancta* [19] (de façon plus générale le phénomène de construction et d'agrégation chez les insectes) et la modélisation du déplacement des fourmis autour des structures émergentes dans ce contexte. Nous avons pris soin de construire notre modèle de suivi de bord de façon à pouvoir l'utiliser dans de telles situations, bien que la notion de bord soit alors plus difficile à définir (notamment dans la phase initiale où les cadavres sont repartis quasi-uniformément dans l'arène expérimentale). Il est dans ce cas nécessaire de définir le vecteur orientation ω_n à partir de la distribution spatiale des cadavres et de définir les frontières de la zone de bord, ainsi que les conditions aux limites à ces frontières permettant de raccorder d'un côté la zone de bord au tas et de l'autre la zone de bord au champ libre. Ainsi nous distinguons au sein du modèle de déplacement complet quatre composantes :

- le modèle de la marche elle-même dans la zone de bord (définition de la marche à fréquence de changement de direction asymétrique, en supposant connu ω_n en tout point) ;
- le modèle de la frontière de la zone de bord, définissant l'extension de la zone de bord (dans la plupart des cas la frontière sera composée de deux sous-frontières, celle reliant la zone de bord au champ libre et celle reliant la zone de bord au tas) ;
- le modèle du vecteur orientation ω_n en chaque point de la zone de bord (défini à partir du champ de cadavres) ;
- les conditions aux limites raccordant les modèles de marche d'une part à l'interface

entre la zone de bord et le tas et d'autre part à l'interface entre la zone de bord et le champ libre.

Nous suivons la démarche de modélisation que nous avons proposée dans le Chap. 2 pour construire ce modèle de façon progressive. Il s'agit de mettre en place des protocoles expérimentaux permettant de caractériser et quantifier le déplacement des fourmis dans des conditions contrôlées et de valider successivement les quatre composantes du modèle. Nous avons choisi d'étudier le déplacement des fourmis autour de tas de cadavres de tailles contrôlées, créées par l'expérimentateur de façon à ce que les formes soient les plus circulaires possibles. Ce choix a été initialement motivé par l'idée que les fourmis suivent uniquement le bord de tas clairement établis. Dans le cas d'un champ de cadavres plus dispersé, notamment caractéristique de la phase initiale du processus d'agrégation, nous supposons que le déplacement des fourmis n'était pas significativement modifié par la présence des cadavres et pouvait être modélisé, comme en champ libre, à l'aide d'une marche aléatoire de Pearson. Cette idée a ensuite été réfutée suite à l'analyse de la différence importante entre les structures agrégées émergeant dans la première phase du processus d'agrégation telles qu'observées expérimentalement et celles prédites par les modèles du processus d'agrégation appuyés sur des marches de Pearson : Alors qu'une marche de Pearson conduit à une multitude de petits tas denses, l'expérience montre l'émergence des zones beaucoup plus étendues mais moins denses (cf. Sec. 4.5 et notamment les Figs. 4.1 et 4.11). Il a alors été admis que la présence de cadavres modifiait le déplacement des fourmis dès la phase initiale. Ceci nous a conduit à étudier expérimentalement le déplacement autour de cadavres isolés, ce qui était possible à partir des films existants sans mettre en place une nouvelle campagne expérimentale. Nous n'avons pas étudié de configurations plus complexes, telles que des couloirs entre plusieurs cadavres (bien que ces configurations soient typiques de la phase initiale) et notre travail d'inversion s'appuie donc sur deux types d'expériences : celles impliquant des tas circulaires et celles impliquant des cadavres isolés. Nous irons par contre certainement plus loin ultérieurement, dans nos projets concernant la construction de nids chez les fourmis ou les termites, et envisagerons des protocoles expérimentaux plus complexes permettant d'explorer l'effet des arrangements spatiaux des cadavres dans les configurations à faible densité.

Considérons maintenant les différentes étapes d'inversion de notre modèle de déplacement. La première étape consiste à déterminer le modèle de marche à l'intérieur de la zone de bord, idéalement indépendamment du modèle de la frontière et des conditions aux limites. Pour cela nous utilisons une approche simplifiée en supposant les tas parfaitement circulaires, nous ramenant ainsi exactement à la configuration du suivi de bord d'arène ou d'obstacles circulaires fixes étudiée dans la section précédente. Tout d'abord, la caractérisation expérimentale de la distribution angulaire de la direction de déplacement d'une fourmi

à proximité d'un bord (par rapport à la direction du bord) montre qu'à l'état stationnaire, la fonction de distribution f_{stat} est quasiment isotrope. Pris isolément, cette observation inciterait à penser que dans ces expériences le déplacement des fourmis n'est pas modifié par la présence des cadavres et pourrait donc être modélisé à l'aide d'une marche aléatoire de Pearson. Mais nous observons aussi que le champ de densité de probabilité de présence η_{stat} d'une fourmi à l'état stationnaire n'est pas uniforme mais croît globalement en s'approchant du bord. Ceci est incompatible avec une marche de Pearson et indique un phénomène de suivi de bord. L'interprétation de l'isotropie de f_{stat} change alors : elle suggère maintenant que ce suivi de bord pourrait être modélisé à l'aide de la version de référence de la marche à fréquence de changement de direction asymétrique. Cette marche prédit une stratification exponentielle de η_{stat} perpendiculairement au bord. Il s'agit donc de vérifier que la croissance de η_{stat} observée expérimentalement est compatible avec un tel profil exponentiel et le cas échéant de déterminer le coefficient de stratification k , qui est le paramètre effectif responsable de cette stratification. Grâce à l'approximation de tas circulaires, la valeur de k peut être estimée analytiquement. Cette première étape d'inversion valide l'utilisation de la marche asymétrique de référence et avant d'aborder les autres étapes d'inversion, la valeur approchée déterminée pour k nous permet déjà de comprendre les longueurs moyennes de suivi de bord $\langle L \rangle$ mesurées expérimentalement pour les différents tas et notamment l'effet de la courbure du bord sur ces longueurs. Les deux autres étapes concernent l'inversion du modèle de déplacement définitif sans utiliser l'hypothèse simplificatrice de tas circulaires. Lors de la deuxième étape nous inversons complètement le modèle de déplacement pour la configuration impliquant un seul cadavre car celle-ci permet de définir le vecteur orientation ω_n sans avoir à travailler sur la dépendance de ω_n à la distribution spatiale des cadavres (comme ce sera le cas dès que nous étudierons des configurations à plusieurs cadavres). Nous déterminons donc la valeur de k , les frontières entre la zone de bord et le tas ainsi qu'entre la zone de bord et le champ libre et les conditions aux limites à ces frontières. La troisième et dernière étape consiste à généraliser ce modèle de déplacement à un champ de cadavres quelconque pour pouvoir l'utiliser dans le contexte du processus d'agrégation de cadavres. Comme la définition de la marche et les conditions aux limites déterminées dans l'étape précédente à partir de la configuration particulière à un seul cadavre sont directement utilisables, il s'agit dans cette étape d'une part de définir le vecteur orientation ω_n en tout point à partir du champ de positions des cadavres et d'autre part de définir les frontières de la zone de bord à partir de ce champ de cadavre. Pour valider ces définitions et inverser les paramètres correspondants, nous utilisons les configurations expérimentales avec des tas de plusieurs cadavres. L'inversion du modèle de déplacement sera donc menée en trois étapes successives :

1. la détermination de la marche à l'intérieur de la zone de bord en utilisant l'approximation que les tas sont parfaitement circulaires ;
2. l'inversion complète des quatre composantes du modèle de déplacement dans le cas particulier de la configuration impliquant un seul cadavre ;
3. la généralisation de ce modèle de déplacement à un champ de cadavres quelconque.

Nous ne présentons ici que l'inversion du modèle finalement retenu mais il est important de noter que celui-ci est le résultat d'une démarche de modélisation en étroite interaction avec le travail expérimental. Dans cette démarche, chaque protocole expérimental a été conçu pour valider une composante précise du modèle et inversement la proposition du modèle a évolué en fonction des résultats expérimentaux (cf. Chap. 2). Beaucoup de pistes testées n'apparaissant plus dans l'énoncé final du modèle peuvent avoir joué un rôle important dans le cheminement conduisant à celui-ci. Ceci implique aussi que l'ordre indiqué des étapes d'inversion avec leurs protocoles expérimentaux associés, qui est l'ordre suivant la logique du modèle final, ne correspond pas toujours à la chronologie de notre travail au cours de ces trois années de thèse. Nous avons décrit l'essentiel de notre cheminement dans la Sec. 3.3 et nous rediscutons ici deux exemples qui nous semblent illustratifs de notre approche méthodologique de l'acte d'inversion. Le premier exemple concerne l'isotropie de la fonction de distribution stationnaire f_{stat} en zone de bord. Cette isotropie qui est un des ingrédients essentiels du modèle, a été en fait vérifiée expérimentalement très tard. En effet, pendant longtemps tous les modèles que nous avons envisagés étaient appuyés sur un mécanisme d'alignement des fourmis parallèlement au bord, ce qui correspondait à l'image usuelle du suivi d'un bord régulier (et semblait confirmé par nos premières analyses des suivis de bord d'arène, cf. Sec. 3.7). Nous avons construit ces premiers modèles en utilisant comme seules données expérimentales les durées moyennes de suivi de bord $\langle T \rangle$ qui, contrairement à f_{stat} , ont l'avantage de pouvoir être déterminées sans trajectométrie. Comme ces modèles ne permettaient pas de reproduire de façon simple les durées moyennes de suivi de bord autour de petits tas, nous avons alors ajouté, en plus du mécanisme d'alignement, l'idée d'une asymétrie de la fréquence de changement de direction. Nous avons ensuite constaté que la fréquence de changement de direction asymétrique seule, sans mécanisme d'alignement, suffisait à expliquer toutes les observations expérimentales. Ce n'est qu'à ce stade que l'image de l'alignement des fourmis avec le bord a été remise en question (dans le contexte de l'agrégation) et que la caractérisation expérimentale de f_{stat} s'est imposée.

Un autre exemple est l'idée qu'une fourmi réagirait plus fortement à un bord net (lisse) qu'à un bord bruité (rugueux). Nous avons caractérisé la rugosité d'un bord par la norme d'un vecteur de bord, qui sera défini dans la Sec. 3.8.5 et que nous appellerons la "qualité" ou

l’“intensité” du stimulus de bord. Il s’est avéré que dans le modèle final ce mécanisme n’est pas nécessaire pour expliquer les données expérimentales disponibles pour l’inversion. En l’absence de données expérimentales supplémentaires démontrant l’existence de ce mécanisme nous ne l’utilisons donc pas dans la première phase du travail. Les données expérimentales à notre disposition ne couvrent cependant pas toutes les configurations rencontrées par une fourmi au cours du processus d’agrégation. Elles ne sont notamment pas représentatives de la phase initiale où les cadavres, repartis quasi-uniformément dans l’arène, constituent des bords (au sens de notre modèle) dont la “qualité” est beaucoup plus faible que celle des tas utilisés lors de l’inversion. Il est donc possible que la sensibilité du comportement à la “qualité” ne soit significative que pour ces “qualités” faibles, auquel cas elle pourrait être à l’oeuvre dans la phase initiale alors que nous n’en percevons pas l’effet dans les expériences d’inversion. Nous utiliserons ce degré de liberté du modèle ultérieurement (dans le Chap. 4) pour mieux ajuster les dynamiques d’agrégation.

Dans la suite de la présente section, nous décrivons d’abord les protocoles expérimentaux mis en place et détaillons ensuite les trois étapes d’inversion du modèle de déplacement qui s’appuient sur ces protocoles expérimentaux.

3.8.1 Protocoles expérimentaux

3.8.1.1 Conditions expérimentales

Les données expérimentales que nous utilisons sont issues d’une étude expérimentale qui a été initialement menée par Mélanie Challet dans le cadre de son doctorat pour caractériser les comportements de prise et de dépôt des fourmis *Messor Sancta* intervenant dans le phénomène d’agrégation [18, 19, 74] (cf. Sec. 4.4). Une grande partie de la description des conditions expérimentales est d’ailleurs tirée de son mémoire de thèse. Nous avons réanalysé ces expériences d’une manière différente dans l’optique d’étudier le déplacement des fourmis autour de tas de cadavres. L’espèce *Messor Sancta*, du genre *Messor*, appartient à la sous-famille des Myrmicinae (Hymenoptera, Formicidae) et vit dans les régions chaudes et sèches. On les trouve principalement en Afrique mais aussi en Europe, Asie et Amérique du nord. *Messor Sancta* se trouve en France sur tout le pourtour méditerranéen. Une description détaillée de cette fourmi peut être trouvée dans l’étude éthologique de Cerdan [75]. Ce sont des fourmis noires qui présentent un polyéthisme d’âge ainsi qu’un polymorphisme moyen de 3.2 à 9.3 mm (cf. Fig. 3.19). Ce sont des fourmis granivores, qui récoltent des graines et les entassent dans des chambres spécialisées du nid appelées greniers. Les colonies sont

FIGURE 3.19: Une fourmi *Messor Sanctus*.

composées de quelques milliers d'individus. Ce sont des fourmis sédentaires. Leur nid est généralement profond (environ un mètre) et il est creusé dans un sol sablonneux mais peut atteindre les couches argileuses. Il n'y a pas de dôme, l'entrée est constituée d'un monticule d'où partent des pistes physiques. Il existe généralement une grande entrée principale et des entrées secondaires plus petites. Le long de galeries verticales s'étagent des chambres (greniers, couvain, individus, etc.). Un réseau de galeries horizontales connecte les chambres entre elles. Les colonies étudiées ont été récoltées à Saint Hippolyte (Pyrénées Orientales) et élevées en laboratoire dans des nids artificiels pendant un an. La campagne expérimentale a été menée entre février et mi-mars 2005. Chaque colonie comporte quelques milliers d'individus et une reine. Les fourmis sont placées dans un bac en plastique (30×40 cm) dont les parois sont enduites de Fluon pour les empêcher de sortir ; le nid est constitué quant à lui de deux boîtes de Pétri transparentes superposées (celle du dessus - $\varnothing 15.5$ cm - contient la colonie, celle du dessous - $\varnothing 10$ cm - contient de l'eau afin de conserver le nid humide). Tous les deux jours la colonie est alimentée avec des asticots (6 à 8), des graines et un mélange solide à base d'œufs, d'hydrates de carbone et de vitamines. Les colonies ont également à leur disposition de l'eau et de l'eau sucrée ad libitum. La salle d'élevage dans laquelle sont conservées les colonies est maintenue à une température de 25°C , et éclairée avec des lampes de 60W qui créent un rythme nycthéméral artificiel (lumière de 8h à 20h).

L'arène expérimentale est une chambre thermorégulée (longueur 35 cm, largeur 35 cm, hauteur 30 cm) dont le sol et les quatre faces sont maintenus à une température constante $T = 23^{\circ}\text{C}$ (la paroi supérieure de la chambre est en verre acrylique pour permettre l'observation), ce qui assure aussi l'absence de convection naturelle (la température ou un écoulement

d'air modifient le comportement de cette espèce de fourmi, cf. [57, 19] et Chap. 4). Les fourmis accèdent librement à l'arène depuis le nid à l'aide d'une baguette en bois reliant la colonie à un orifice au centre de l'arène (et donc plusieurs fourmis - jusqu'à une vingtaine - peuvent se trouver en même temps dans l'arène). Au début de chaque réplication, l'expérimentateur dispose dans l'arène des tas préformés (les plus circulaires possibles) de 1 (cadavre isolé), 10, 50 et 200 cadavres (cf. Fig. 3.20a-d). Les cadavres utilisés sont des fourmis mortes depuis au moins une semaine afin de limiter les éventuelles odeurs propres à chaque colonie. L'arène entière est ensuite filmée par le dessus avec une résolution de 640×480 pixel et une fréquence de 8 images par seconde (correspondant à un déplacement d'environ 1.3 mm/image pour les fourmis). Les tas à analyser sont choisis à priori et leurs contours mesurés par un polygone (qui suit les infractuosités du contour avec une précision de l'ordre du millimètre, cf. Fig. 3.20e-h). Nous avons choisi pour zone d'étude la zone délimitée à l'intérieur par ce contour polygonal, que nous notons $\partial\Omega_{tas}$, et à l'extérieur par la ligne iso-distance d_{inc} à ce contour, que nous notons $\partial\Omega_{inc}$. Nous utilisons $d_{inc} = 8$ mm pour un cadavre isolé¹⁷ et $d_{inc} = 10$ mm pour les tas de plusieurs cadavres. Ensuite toutes les trajectoires des fourmis dans la zone de bord, depuis le point d'entrée à travers $\partial\Omega_{inc}$ jusqu'au premier point de sortie à travers $\partial\Omega_{inc}$, sont numérisées en utilisant un logiciel de trajectométrie ad hoc fournissant les positions successives de la tête de la fourmi au cours du temps (cf. Fig. 3.20i-l). Pour chaque tas le dépouillement est arrêté dès que la forme du tas (ou sa position) a été modifiée parce qu'une fourmi a déplacé un cadavre (ce qui correspond généralement à une durée de moins de 10 minutes pour les cadavres isolés et de plus de 30 minutes pour les tas de 200 cadavres). Les fractions des trajectoires pendant lesquelles la fourmi est entièrement sur le tas ne peuvent pas être suivies car la fourmi est indiscernable sur le tas (mais de telles montées sur le tas sont très rares, moins de 3% pour chaque taille de tas) et les trajectoires pendant lesquelles une fourmi prend un cadavre ne sont pas prises en compte (mais elles sont également rares, moins de 6% [19]). Des informations complémentaires pour chaque taille de tas sont données dans le Tab. 3.3.

17. Pour un cadavre isolé, nous ne repérons expérimentalement pas le contour mais uniquement la position du barycentre. Nous reconstruisons alors le contour en l'approximant le cadavre par un disque de rayon $R_{cadavre} = 2$ mm. Ce rayon a été choisi tel que la surface du disque soit égale à la surface moyenne des cadavres isolés que nous avons mesurée à partir d'un échantillon sur les films expérimentaux.

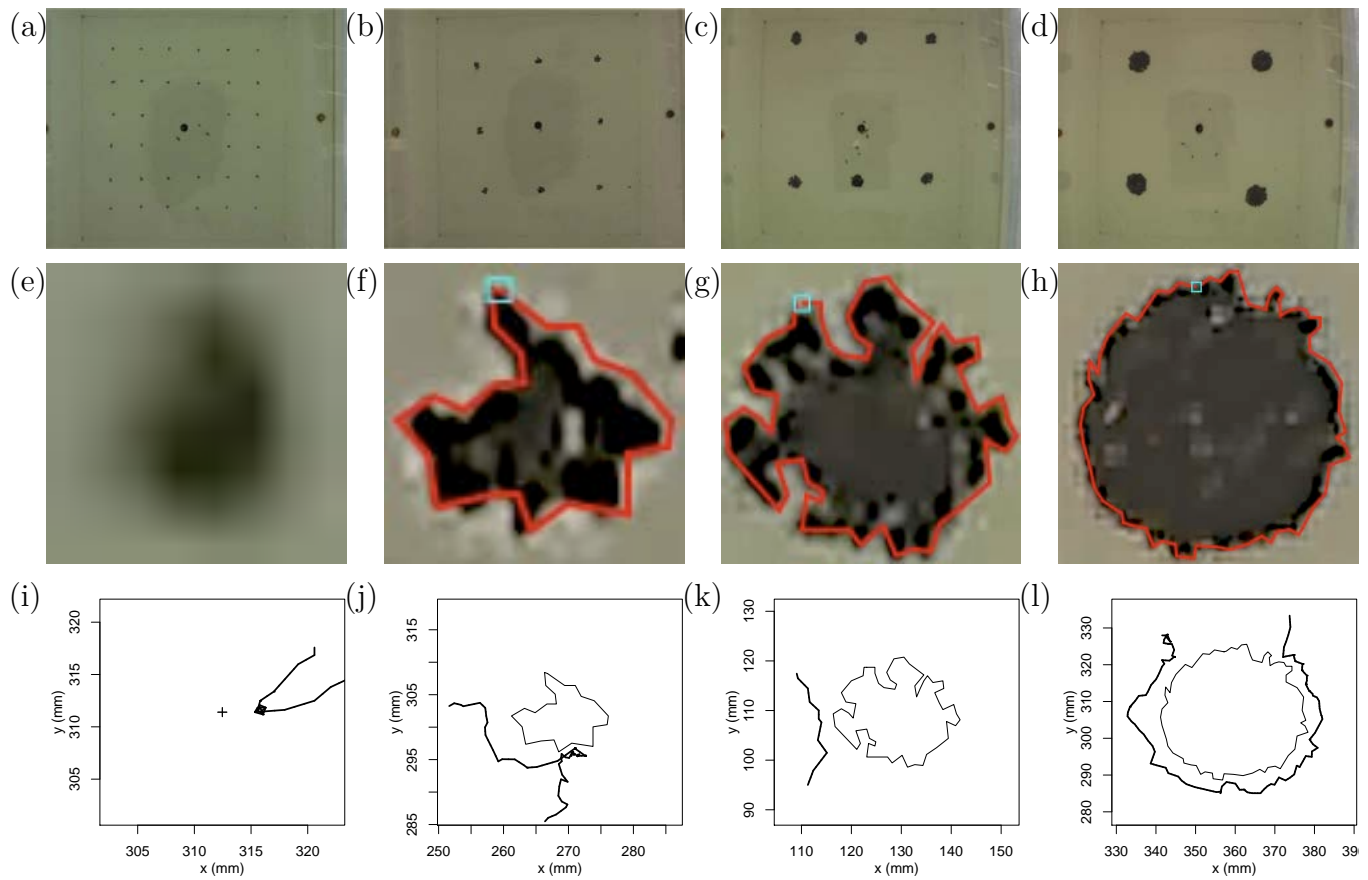


FIGURE 3.20: Disposition expérimentale des tas de cadavres et exemples de trajectoires acquises. (a-d) Photos des arènes expérimentales contenant respectivement des tas de 1, 10, 50 et 200 cadavres. (e-h) Représentation du contour des tas par un polygone. (i-l) Exemple de trajectoires acquises avec le logiciel de trajectométrie ad hoc (8 points par seconde).

TABLE 3.3: Conditions expérimentales pour les différentes tailles de tas.

taille de tas	1	10	50	200
surface (cm ²)	0.13	0.8	3.3	10
nombre de tas	134	57	8	4
nombre de trajectoires	506	125	117	83

3.8.1.2 Choix des observables

Directions de déplacement à l'état stationnaire. Pour étudier le caractère directionnel du déplacement d'une fourmi dans le voisinage d'un tas nous étudions une observable étroitement liée la fonction de distribution stationnaire f_{stat} de cette fourmi ($f_{stat}(\mathbf{x}, \omega)$ est la densité de probabilité que la fourmi soit à la position \mathbf{x} et se déplace dans la direction ω). A chaque instant, nous repérons la position \mathbf{x} de la fourmi par ses coordonnées r et φ dans un repère polaire dont l'origine est le barycentre du tas et repérons la direction de déplacement ω de la fourmi par l'angle θ qu'elle forme avec le vecteur radial du repère polaire (cf. Fig. 3.21). La fonction de distribution stationnaire s'écrit alors $f_{stat}(\mathbf{x}, \omega) \equiv f_{stat}(r, \varphi, \theta)$. Nous définissons alors, pour $r \in [0; r_{inc}]$ et $\theta \in [0; \pi]$, l'observable $I(r, \theta)$ par

$$\hat{f}_{stat}(r, \theta') = \frac{1}{2\pi} \int_{-\pi}^{+\pi} \left(\frac{f_{stat}(r, \varphi, \theta') + f_{stat}(r, \varphi, \theta' - \pi)}{2} \right) d\varphi \quad (3.131)$$

$$I(r, \theta) = \frac{\int_0^\theta \hat{f}_{stat}(r, \theta') |\cos(\theta')| d\theta'}{\int_0^\pi \hat{f}_{stat}(r, \theta') |\cos(\theta')| d\theta'} \quad (3.132)$$

Nous considérons uniquement la moyenne de $I(r, \theta)$ sur l'ensemble des tas correspondant à la taille de tas considérée (cadavre isolé, 10, 50 ou 200 cadavres). Le calcul de $I(r, \theta)$ à partir des trajectoires expérimentales (ou des trajectoires simulées numériquement avec notre modèle de suivi de bord) est expliqué dans l'encadré 3.24.

Nous comparons les résultats expérimentaux à l'observable $I(r, \theta)$ correspondant à une fonction de distribution isotrope en notant dans ce cas $I \equiv I_{isotrope}$, soit

$$I_{isotrope}(\theta) = \begin{cases} \frac{1}{2} \sin(\theta) & \text{si } \theta \leq \frac{\pi}{2} \\ 1 - \frac{1}{2} \sin(\theta) & \text{si } \theta > \frac{\pi}{2} \end{cases} \quad (3.133)$$

$I_{isotrope}$ correspond à la prédiction d'une marche aléatoire diffusive pour des conditions aux limites compatibles avec l'isotropie mais aussi à celle de notre modèle de référence (pour les mêmes conditions aux limites).

Répartition spatiale à l'état stationnaire. Nous cherchons à étudier l'exploration spatiale, par une fourmi, de la zone d'étude délimitée à l'intérieur par le contour polygonal $\partial\Omega_{tas}$ acquis expérimentalement et à l'extérieur par la frontière $\partial\Omega_{inc}$. Nous définissons la zone $\Omega(S)$ comme la zone dont la frontière intérieure est $\partial\Omega_{tas}$ et la frontière extérieure la ligne iso-distance au contour du tas telle que la surface de la zone soit égale à S . Nous notons

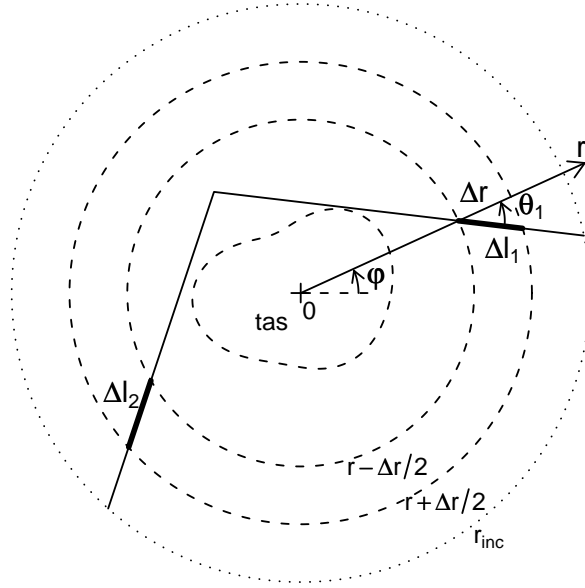


FIGURE 3.21: Illustration de la méthode de calcul du profil radial de densité surfacique de probabilité de présence d'une fourmi, $\hat{\eta}(r)$, de l'observable $I(r, \theta)$ et de l'estimation de la fonction de distribution $f(r, \theta)$ dans l'approximation de tas circulaire (cette méthode est expliquée dans les encadrés 3.23 et 3.24). La position \mathbf{x} d'une fourmi est repérée par les coordonnées r et φ d'un repère polaire centré au barycentre du tas. Sa direction de déplacement ω est repérée par l'angle θ qu'elle forme avec l'axe radial. Chaque trajectoire est suivie depuis son incidence dans la zone de suivi en r_{inc} jusqu'à sa sortie par r_{inc} . Dans l'exemple dessiné, la trajectoire traverse deux fois la couronne $\left[r - \frac{\Delta r}{2}; r + \frac{\Delta r}{2}\right]$, où r correspond à la distance au centre du tas circulaire. A la limite $\frac{\Delta r}{r} \rightarrow 0$, la longueur de la première traversée, d'angle θ_1 (mesuré par rapport au vecteur radial et défini en valeur absolue dans l'intervalle $[0; \pi]$), est $\Delta l_1 = \frac{\Delta r}{\cos(\theta_1)}$.

$\partial\Omega(S)$ cette ligne iso-distance et $d(S)$ la distance correspondante (cf. Fig. 3.22). Nous considérons le champ de densité (surfactive) de probabilité de présence d'une fourmi $\eta_{stat}(\mathbf{x})$ pour un flux net de probabilité Φ incident dans la zone d'étude à travers sa frontière extérieure $\partial\Omega_{inc}$. Nous définissons alors les observables suivantes :

- La densité surfactive de probabilité de présence moyenne le long du contour $\partial\Omega(S)$ à l'état stationnaire, notée $\bar{\eta}_{stat}(S)$, soit

$$\bar{\eta}_{stat}(S) = \langle \eta_{stat}(\mathbf{x}) \rangle_{\partial\Omega(S)} \quad (3.134)$$

- La probabilité de présence dans la zone $\Omega(S)$ à l'état stationnaire, notée $P_{stat}(S)$, soit

$$P_{stat}(S) = \int_{\Omega(S)} \eta_{stat}(\mathbf{x}) d\mathbf{x} \quad (3.135)$$

- La longueur moyenne de suivi de bord, notée $\langle L_{bord} \rangle$. Il s'agit de la longueur moyenne passée par une fourmi dans la zone Ω_{bord} au cours d'une trajectoire, définie depuis son entrée dans la zone d'étude à travers $\partial\Omega_{inc}$ jusqu'à sa sortie à travers $\partial\Omega_{inc}$. La zone de bord Ω_{bord} est définie comme la zone entre les deux lignes iso-distance $d(S)$ au bord correspondant à $\langle d \rangle(S) = 2$ mm et $\langle d \rangle(S) = 8$ mm.

Nous considérons uniquement les moyennes de ces observables sur l'ensemble des tas correspondant à la taille de tas considérée. La notation $\langle d \rangle(S)$ désigne la moyenne, sur tous les tas de même taille, des distances $d(S)$ au bord intervenant dans la définition de la zone $\Omega(S)$.

Pour déterminer ces observables à partir des trajectoires expérimentales ou simulées nous commençons par mesurer, pour une trajectoire, la longueur de traversée $L(S)$ de la zone $\Omega(S)$ (comme indiqué dans la Fig. 3.22) et calculons sa moyenne $\langle L \rangle(S)$ pour toutes les trajectoires correspondant à une taille de tas. Les trois observables $\bar{\eta}_{stat}(S)$, $P_{stat}(S)$ et $\langle L_{bord} \rangle$ sont calculées à partir de $\langle L \rangle(S)$ de la manière suivante :

- $\langle L_{bord} \rangle$ est de par sa définition égal à la différence entre les longueurs moyennes $\langle L \rangle(S)$ passées par une fourmi dans les zones correspondant à $\langle d \rangle(S) = 8$ mm et $\langle d \rangle(S) = 2$ mm.
- $P_{stat}(S)$ est proportionnel à Φ et à la longueur moyenne $\langle L \rangle(S)$ passée par une fourmi dans la couronne au cours d'une trajectoire, définie depuis son entrée dans la zone d'étude à travers $\partial\Omega_{inc}$ jusqu'à sa sortie par $\partial\Omega_{inc}$ (en considérant une vitesse de déplacement c constante et identique pour toutes les fourmis, cf. Eq. 3.37). Nous calculons donc $P_{stat}(S)$ à partir de $\langle L \rangle(S)$ en utilisant la relation

$$P_{stat}(S) = \frac{\Phi}{c} \langle L \rangle(S) \quad (3.136)$$

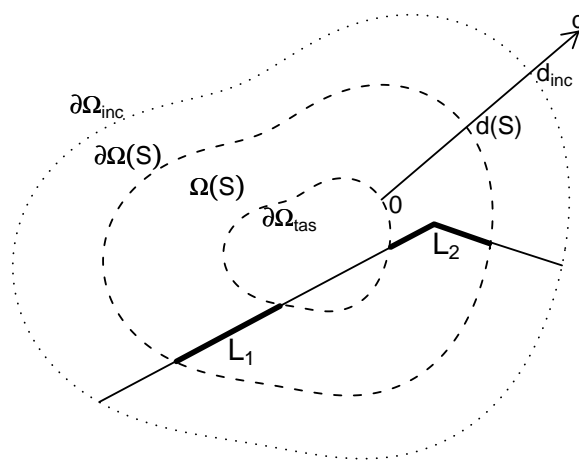


FIGURE 3.22: Définition de la zone $\Omega(S)$ et de la longueur de traversée de cette zone, $L(S)$. $\Omega(S)$ est la zone dont la frontière intérieure, $\partial\Omega_{tas}$, est le contour du tas et la frontière intérieure, $\partial\Omega(S)$, la ligne iso-distance $d(S)$ telle que la surface de la zone soit égale à S . Une trajectoire est suivie depuis son entrée dans la zone d'étude à travers $\partial\Omega_{inc}$ (ligne iso-distance d_{inc} au contour du tas) jusqu'à sa sortie par $\partial\Omega_{inc}$. $L(S)$ est la somme des longueurs de toutes les parties de cette trajectoire traversant la zone $\Omega(S)$. Dans l'exemple dessiné, la trajectoire traverse deux fois la zone et on a alors $L(S) = L_1 + L_2$.

- Enfin, $\bar{\eta}_{stat}(S)$ est calculé à partir de $P_{stat}(S)$. En effet nous avons de par la définition même de $P_{stat}(S)$ (Eq. 3.135)

$$P_{stat}\left(S + \frac{\Delta S}{2}\right) - P_{stat}\left(S - \frac{\Delta S}{2}\right) = \int_{\Delta\Omega(S)} \eta_{stat}(\mathbf{x}) d\mathbf{x} \quad (3.137)$$

où $\Delta\Omega(S)$ est la zone délimitée par les deux contours $\partial\Omega\left(S + \frac{\Delta S}{2}\right)$ et $\partial\Omega\left(S - \frac{\Delta S}{2}\right)$. Lorsque ΔS est petit, la zone $\Delta\Omega(S)$ est une zone de petite épaisseur autour du contour $\partial\Omega(S)$ et la moyenne de η_{stat} sur cette zone peut être approximée par sa moyenne le long du contour $\partial\Omega(S)$, c'est-à-dire $\bar{\eta}_{stat}(S)$. Nous utilisons cette approximation pour calculer

$$\bar{\eta}_{stat}(S) \approx \frac{P_{stat}\left(S + \frac{\Delta S}{2}\right) - P_{stat}\left(S - \frac{\Delta S}{2}\right)}{\Delta S} \quad (3.138)$$

Nous comparons les résultats des expériences et du modèle à la prédiction d'une marche diffusive (de Pearson). Pour des conditions aux limites compatibles avec l'isotropie, cette marche diffusive prédit une densité de probabilité de présence uniforme et donc les observables deviennent

$$\bar{\eta}_{stat,diff}(S) \equiv \bar{\eta}_{stat,diff} \quad (3.139)$$

$$P_{stat,diff}(S) = \eta_{stat,diff} S \quad (3.140)$$

$$\langle L \rangle_{diff}(S) = \frac{\pi S}{C} \quad (3.141)$$

où C est la longueur de la frontière $\partial\Omega_{inc}$ de la zone d'étude. La dernière équation est justifiée par la propriété d'invariance de la Sec. 3.4.2.4.

Lors de la première étape d'inversion (approximation de tas circulaires) nous considérons, comme dans la section précédente, une fourmi dans le plus grand disque centré au barycentre d'un tas qui est entièrement contenu dans la zone d'étude et calculons la moyenne de la densité de probabilité de présence stationnaire $\eta_{stat}(\mathbf{x})$ le long du cercle de rayon r centré au barycentre du tas, soit

$$\hat{\eta}_{stat}(r) = \frac{1}{2\pi} \int_{-\pi}^{+\pi} \eta_{stat}(r, \varphi) d\varphi \quad (3.142)$$

Nous calculons uniquement la moyenne de $\hat{\eta}_{stat}(r)$ sur l'ensemble des tas correspondant à la taille de tas considérée. Cette observable $\hat{\eta}_{stat}(r)$ ne tient pas compte de la géométrie réelle du tas (qui n'est pas exactement circulaire) ce qui motive l'utilisation de l'observable $\bar{\eta}_{stat}(S)$ lors des autres étapes d'inversion. Cependant elle a l'avantage de pouvoir être déterminée

sans approximation à partir des trajectoires expérimentales ou simulées (la méthode est expliquée dans l'encadré 3.23).

Considérons une fourmi dans la zone d'étude (délimitée par le contour $\partial\Omega_{inc}$). Sa probabilité de présence $P(r)$ dans la couronne $\left[r - \frac{\Delta r}{2}; r + \frac{\Delta r}{2}\right]$ est l'intégrale de la densité surfacique de probabilité de présence de fourmis $\eta(r)$, soit

$$P(r) = \int_{-\pi}^{+\pi} d\varphi \int_{r-\frac{\Delta r}{2}}^{r+\frac{\Delta r}{2}} dr' \eta(r', \varphi, t) = 2\pi \int_{r-\frac{\Delta r}{2}}^{r+\frac{\Delta r}{2}} \hat{\eta}(r') r' dr'$$

A l'état stationnaire, cette probabilité $P_{stat}(r)$ est proportionnelle au flux net de probabilité Φ incident en $r = r_{inc}$ et à la durée moyenne $\langle \Delta t \rangle$ passée par une fourmi dans la couronne au cours d'une trajectoire, définie depuis son entrée en r_{inc} et sa sortie par r_{inc} , soit $P_{stat}(r) = \Phi \langle \Delta t \rangle$. Nous estimons cette probabilité à partir des trajectoires expérimentales. Si nous supposons une vitesse de déplacement c constante et identique pour toutes les fourmis, nous avons $\langle \Delta t \rangle = \frac{\langle \Delta l \rangle}{c}$, où Δl est la somme des longueurs Δl_i des n traversées de la couronne au cours d'une trajectoire et $\langle \Delta l \rangle$ sa moyenne pour toutes les trajectoires. En égalisant les deux expressions de $P_{stat}(r)$ nous obtenons

$$2\pi \int_{r-\frac{\Delta r}{2}}^{r+\frac{\Delta r}{2}} \hat{\eta}_{stat}(r') r' dr' = \frac{\Phi}{c} \langle \Delta l \rangle$$

A la limite $\Delta r \rightarrow 0$, il n'y a pas de changement de direction au cours d'une traversée dont la longueur est alors (cf. Fig. 3.21)

$$\Delta l_i = \frac{\Delta r}{|\cos(\theta_i)|}$$

où θ_i est la l'angle de la direction de déplacement de la fourmi (mesuré par rapport au vecteur radial reliant le barycentre du tas à la fourmi et défini en valeur absolue dans l'intervalle $[0; \pi]$, cf. Fig. 3.21) lors de la i -ème traversée. D'autre part nous pouvons enlever l'intégrale à cette limite, d'où finalement

$$\hat{\eta}_{stat}(r) = \frac{\Phi}{c} \frac{1}{2\pi r} \left\langle \sum_{i=1}^n \frac{1}{|\cos(\theta_i)|} \right\rangle \quad (3.143)$$

où n est le nombre de fois que la fourmi a traversé le cercle de rayon r pendant l'ensemble de sa trajectoire. Cette expression ne fait pas intervenir Δr et il n'est donc pas nécessaire de discrétiser l'espace.

FIGURE 3.23: Méthode de calcul des observables du déplacement en zone de bord dans l'approximation de tas circulaire (1) : calcul de la densité surfacique de probabilité de présence d'une fourmi à l'état stationnaire, $\hat{\eta}_{stat}(r)$ (cf. aussi Fig. 3.21).

La dépendance angulaire peut être caractérisée de la même façon, en considérant cette fois uniquement la probabilité $P'_{stat}(r, \theta')$ de présence d'une fourmi dans la couronne $\left[r - \frac{\Delta r}{2}; r + \frac{\Delta r}{2}\right]$ avec une direction de déplacement appartenant à l'intervalle $\left[\theta' - \frac{\Delta \theta'}{2}; \theta' + \frac{\Delta \theta'}{2}\right]$, soit

$$P'_{stat}(r, \theta') = 2\pi \int_{r-\frac{\Delta r}{2}}^{r+\frac{\Delta r}{2}} dr' r' \int_{\theta'-\frac{\Delta \theta'}{2}}^{\theta'+\frac{\Delta \theta'}{2}} d\theta \hat{f}_{stat}(r', \theta)$$

conduisant à

$$\int_{\theta'-\frac{\Delta \theta'}{2}}^{\theta'+\frac{\Delta \theta'}{2}} \hat{f}_{stat}(r, \theta) d\theta = \frac{\Phi}{c} \frac{1}{2\pi r} \left\langle \sum_{i=1}^{n_{\Delta \theta'}} \frac{1}{|\cos(\theta_i)|} \right\rangle \quad (3.144)$$

où $n_{\Delta \theta'}$ est le nombre de fois que la fourmi a traversé le cercle de rayon r avec un angle de déplacement dans l'intervalle $\left[\theta' - \frac{\Delta \theta'}{2}; \theta' + \frac{\Delta \theta'}{2}\right]$. En prenant la limite $\Delta \theta' \rightarrow 0$, en multipliant par $|\cos(\theta')|$ et en intégrant sur $[0, \theta]$, on obtient

$$\int_0^\theta \hat{f}_{stat}(r, \theta') |\cos(\theta')| d\theta' = \frac{\Phi}{c} \frac{1}{2\pi r} \langle n_{\inf(\theta)} \rangle \quad (3.145)$$

où $n_{\inf(\theta)}$ est le nombre de traversées d'angle plus petit que θ , et donc

$$I(r, \theta) = \frac{\int_0^\theta \hat{f}_{stat}(r, \theta') |\cos(\theta')| d\theta'}{\int_0^\pi \hat{f}_{stat}(r, \theta') |\cos(\theta')| d\theta'} = \frac{\langle n_{\inf(\theta)} \rangle}{\langle n \rangle} \quad (3.146)$$

On peut utiliser l'Eq. 3.144 pour estimer $\hat{f}_{stat}(r, \theta')$ comme

$$\hat{f}_{stat}(r, \theta') \approx \frac{\Phi}{c} \frac{1}{2\pi r} \frac{n_{\Delta \theta'}}{r \cos(\theta)} \quad (3.147)$$

cette expression nécessitant une discrétisation des angles et conduisant à des fortes incertitudes statistiques.

FIGURE 3.24: Méthode de calcul des observables du déplacement en zone de bord dans l'approximation de tas circulaire (2) : calcul de l'observable $I(r, \theta)$ et estimation de la fonction de distribution $\hat{f}_{stat}(r, \theta)$ à l'état stationnaire (cf. aussi Fig. 3.21).

3.8.2 Résultats expérimentaux

Directions de déplacement à l'état stationnaire. Pour toutes les tailles de tas et à toutes les distances du bord, les distributions $I(r, \theta)$ mesurées expérimentalement (cf. Figs. 3.25-3.28) sont proches de la distribution lambertienne qui correspond à une fonction de distribution de fourmis $\hat{f}_{stat}(r, \theta)$ isotrope. Autour d'un seul cadavre, l'isotropie semble même parfaite. Pour les autres tailles de tas, l'écart à l'isotropie est faible mais systématiquement dans le même sens : une fourmi a une probabilité plus forte d'être orientée dans les directions tangentiels au bord que dans les directions normales (notamment pour l'hémisphère sortant).

Répartition spatiale à l'état stationnaire. La Fig. 3.29 indique les profils de probabilité de présence $P_{stat}(S)$ pour les quatre tailles de tas étudiées. Commençons par considérer uniquement la probabilité de présence de fourmis dans toute la zone d'étude : Autour d'un cadavre isolé, cette probabilité est plus grande que la prédiction diffusive. Autrement dit, à l'état stationnaire et pour un flux incident Φ dans la zone d'étude donnée, la probabilité qu'une fourmi soit dans le voisinage d'un cadavre isolé est plus grande que le prédirait une marche diffusive (par exemple une marche de Pearson). Pour les tas de 50 et 200 cadavres, cette probabilité est sensiblement égale à la prédiction diffusive mais il y a bien aussi une modification du déplacement puisque l'évolution de $P_{stat}(S)$ à l'intérieur de la zone d'étude est différente : Il est plus probable que la fourmi soit dans la zone périphérique que près du tas. Cette première analyse rapide prouve que la présence des cadavres a bien un effet sur le déplacement des fourmis.

Menons maintenant une analyse plus détaillée en considérant la pente du profil $P_{stat}(S)$ qui est proportionnelle à la densité de probabilité de présence de fourmis à l'état stationnaire, $\bar{\eta}_{stat}(S)$. Pour une marche aléatoire diffusive, $\bar{\eta}_{stat,diff}$ est uniforme et identique à celle observable en champ libre (quel que soit l'éventuel impact de la perception du bord sur la fréquence de changement de direction et la fonction de phase). Ceci nous permet de distinguer deux cas : Lorsque la pente expérimentale est plus grande que la pente diffusive, la densité de probabilité de présence est plus grande que la prédiction diffusive et nous appelons la zone correspondante une “zone dense”. Des images biologiques correspondantes sont un suivi de bord ou une accumulation de fourmis près du bord. Par opposition, lorsque la pente et donc la densité expérimentale est plus petite, nous parlons d'une “zone raréfiée” et d'images biologiques telles qu'une réflexion sur le bord ou un évitement du bord. La Fig. 3.30 indique les profils $\bar{\eta}_{stat}(S)$. Elle montre que, pour toutes les tailles de tas, une petite zone proche du

tas (définie par $\langle d \rangle(S) \leq d_1$ où $\langle d \rangle(S)$ est la moyenne, sur tous les tas de même taille de la distance au bord du tas correspondant à une zone $\Omega(S)$ de surface S , cf. la définition de Ω dans la Sec. 3.8.1.2) est raréfiée ($\bar{\eta}_{stat} < \bar{\eta}_{stat,diff}$). Elle est suivie d'une zone dense plus grande ($d_1 < \langle d \rangle(S) \leq d_2$) dans laquelle $\bar{\eta}_{stat} > \bar{\eta}_{stat,diff}$. Enfin, loin du tas ($\langle d \rangle(S) > d_2$), $\bar{\eta}_{stat}$ rejoint la densité de probabilité de présence diffusive du champ libre. d_1 croît avec la taille du tas (passant d'environ -1 mm pour les cadavres isolés à plus de 2 mm pour les tas de 50 et 200 cadavres, les valeurs négatives de d_1 correspondant à des positions sur le tas, à l'intérieur du contour). En ce qui concerne d_2 , les profils montrent uniquement que l'on a $d_2 \geq 10$ mm mais ils ne permettent pas de déterminer ce seuil avec plus de précision (il faudrait pour cela mesurer des trajectoires dans une zone plus grande autour des tas). La Fig. 3.31 indique les longueurs moyennes de suivi de bord $\langle L_{bord} \rangle$, qui sont plus grandes que la prédiction d'une marche de Pearson autour des cadavres isolés ainsi qu'autour des tas de 50 et 200 cadavres.

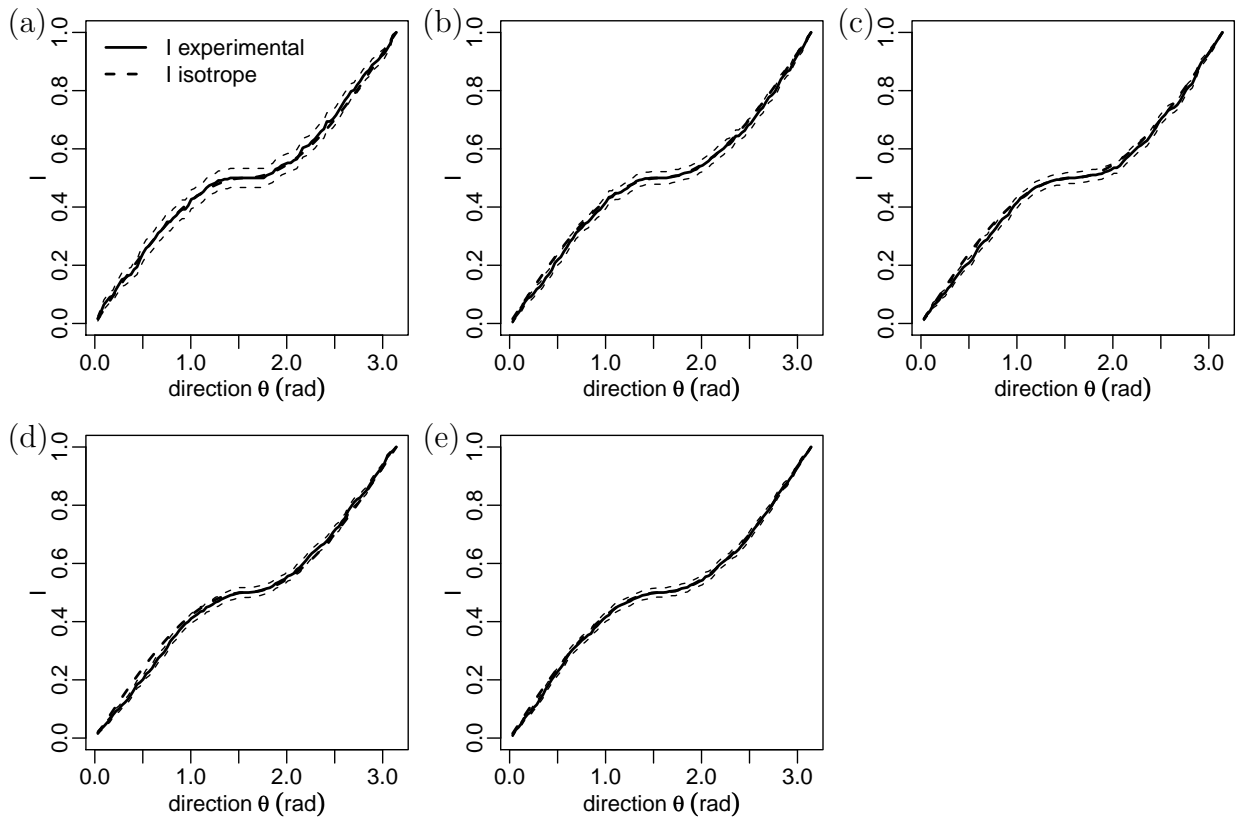


FIGURE 3.25: Directions de déplacement à l'état stationnaire autour des cadavres isolés : Les figures indiquent l'observable $I(r, \theta)$ (moyenne \pm écart-type), définie à partir de la fonction de distribution (cf. Sec. 3.8.1.2), à différentes distances r du barycentre du cadavre. Les figures montrent aussi $I_{isotrope}$ qui correspond à une fonction de distribution isotrope. (a) $r = 2$ mm ($n = 232$ trajectoires) (b) $r = 4$ mm ($n = 534$) (c) $r = 6$ mm ($n = 686$) (d) $r = 8$ mm ($n = 868$) (e) $r = 10$ mm ($n = 1012$). Les résultats sont compatibles avec une fonction de distribution isotrope à toutes les distances.

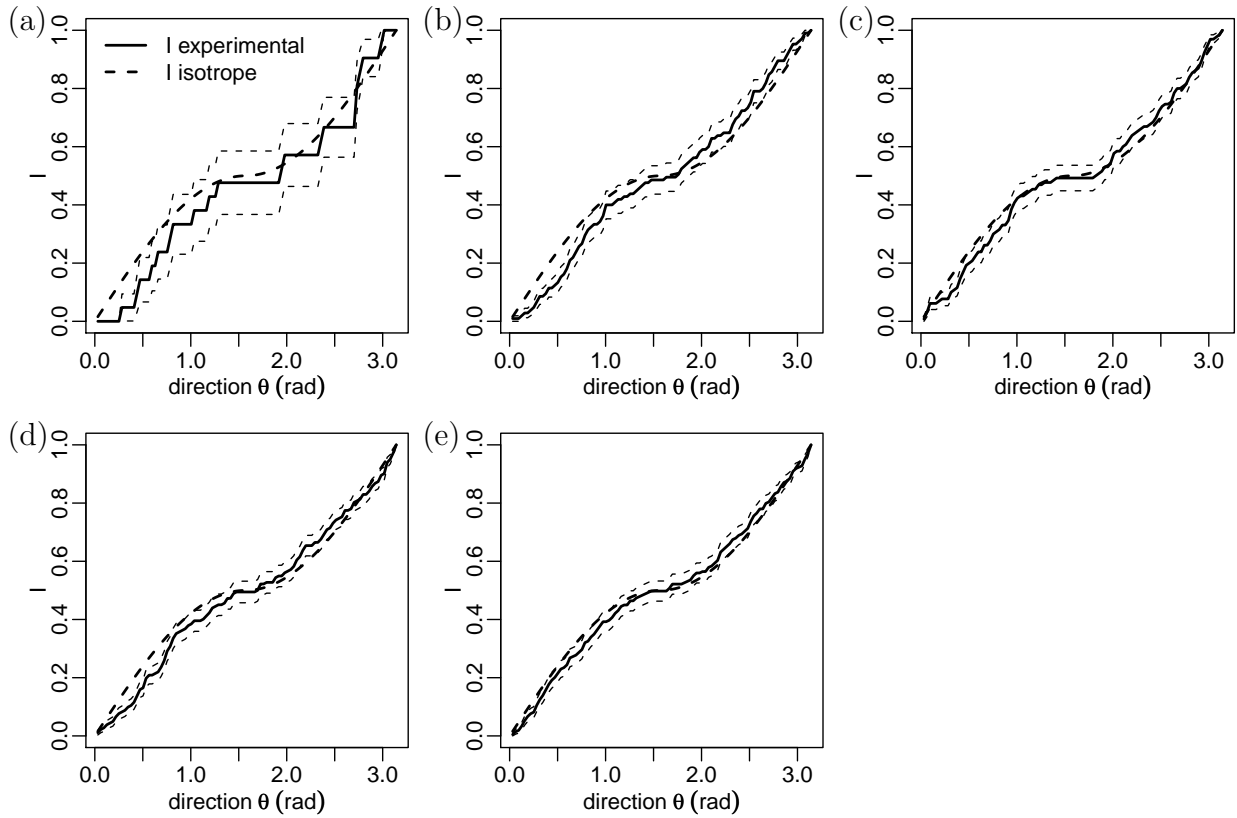


FIGURE 3.26: Directions de déplacement à l'état stationnaire autour des tas de 10 cadavres. (a) $r = 5$ mm ($d = 0.1 \pm 0.7$ $[-1.3; 2]$ mm, $n = 21$) (b) $r = 7.3$ mm ($d = 2 \pm 0.7$ $[0.4; 4.1]$ mm, $n = 105$) (c) $r = 9.9$ mm ($d = 4 \pm 0.8$ $[1.7; 5.6]$ mm, $n = 130$) (d) $r = 11.9$ mm ($d = 6 \pm 0.9$ $[4; 8.4]$ mm, $n = 182$) (e) $r = 13.9$ mm ($d = 7.9 \pm 0.8$ $[5.8; 9.8]$ mm, $n = 209$). Les résultats sont compatibles avec une fonction de distribution isotrope à toutes les distances. La notation $d = \langle d \rangle \pm \sigma$ $[d_{min}; d_{max}]$ dans les parenthèses indique, pour chaque rayon r , l'intervalle de la distance au bord d correspondant (distance moyenne \pm écart-type [distance minimale; distance maximale]).

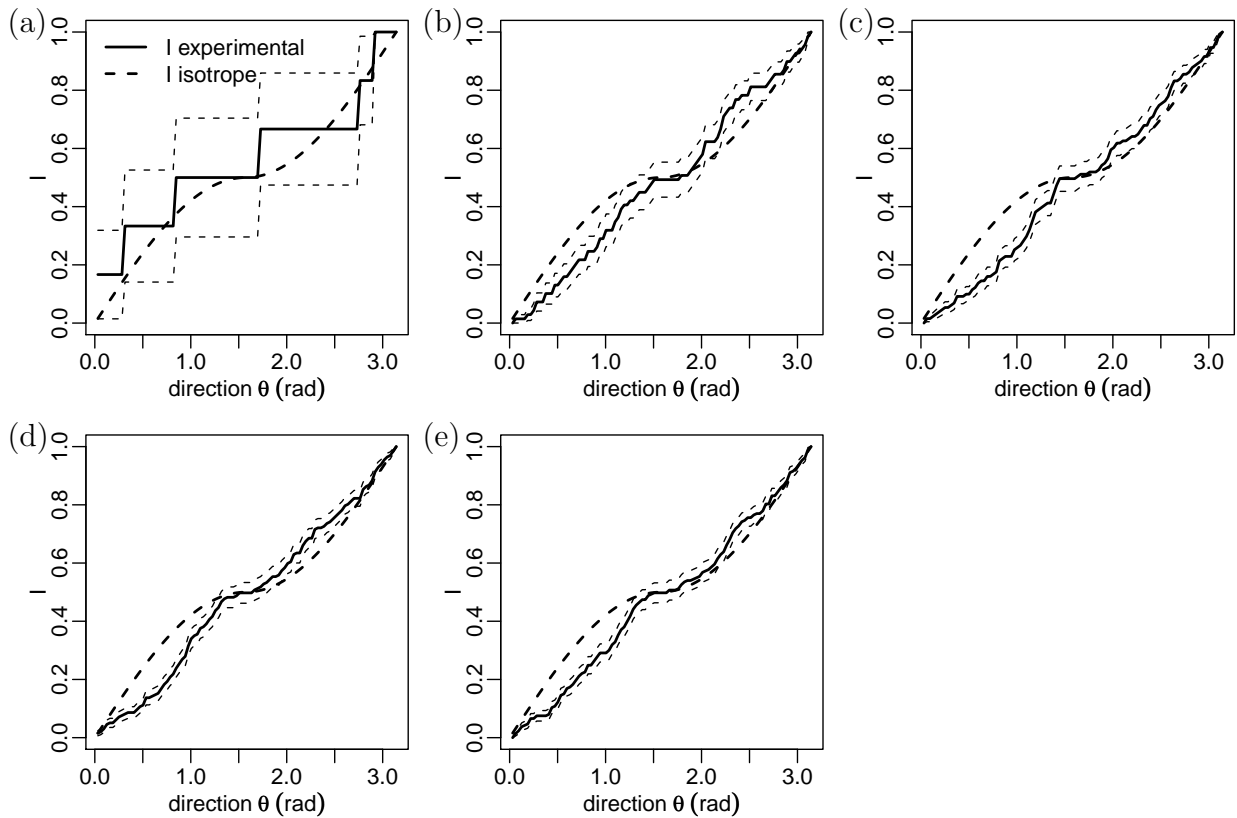


FIGURE 3.27: Directions de déplacement à l'état stationnaire autour des tas de 50 cadavres. (a) $r = 9.6$ mm ($d = 0.1 \pm 0.5 [-0.9; 0.9]$ mm, $n = 6$) (b) $r = 12.9$ mm ($d = 2 \pm 1.1 [-0.1; 4.6]$ mm, $n = 69$) (c) $r = 15.4$ mm ($d = 4.1 \pm 1.1 [1.8; 6.9]$ mm, $n = 131$) (d) $r = 17.5$ mm ($d = 6 \pm 1.1 [3.4; 9.3]$ mm, $n = 197$) (e) $r = 18.6$ mm ($d = 7.2 \pm 1.1 [4.6; 9.9]$ mm, $n = 213$). A toutes les distances, la fonction de distribution est proche de l'isotropie mais les directions proches de la parallèle au bord (θ proche de $\frac{\pi}{2}$) sont privilégiées sur l'hémisphère sortant ($\theta < \frac{\pi}{2}$, cf. Fig. b-e).

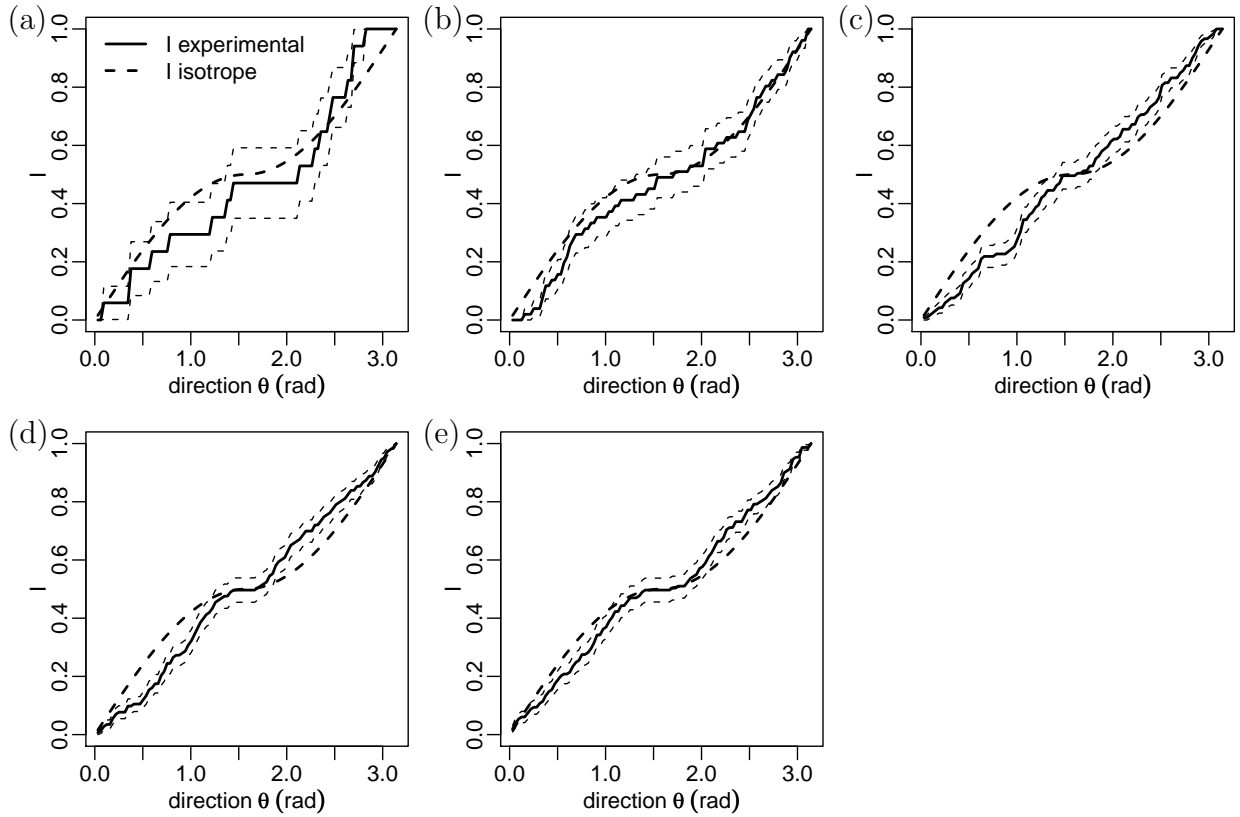


FIGURE 3.28: Directions de déplacement à l'état stationnaire autour des tas de 200 cadavres. (a) $r = 17.4$ mm ($d = 0 \pm 0.8$ $[-0.9; 1.6]$ mm, $n = 17$) (b) $r = 19.7$ mm ($d = 2 \pm 0.7$ $[0.6; 4.3]$ mm, $n = 51$) (c) $r = 22.5$ mm ($d = 3.9 \pm 1.1$ $[1; 6.4]$ mm, $n = 119$) (d) $r = 24.6$ mm ($d = 6 \pm 1.1$ $[2.9; 8.8]$ mm, $n = 143$) (e) $r = 26.3$ mm ($d = 7.6 \pm 1.2$ $[4.1; 9.7]$ mm, $n = 149$). A toutes les distances, la fonction de distribution est proche de l'isotropie.

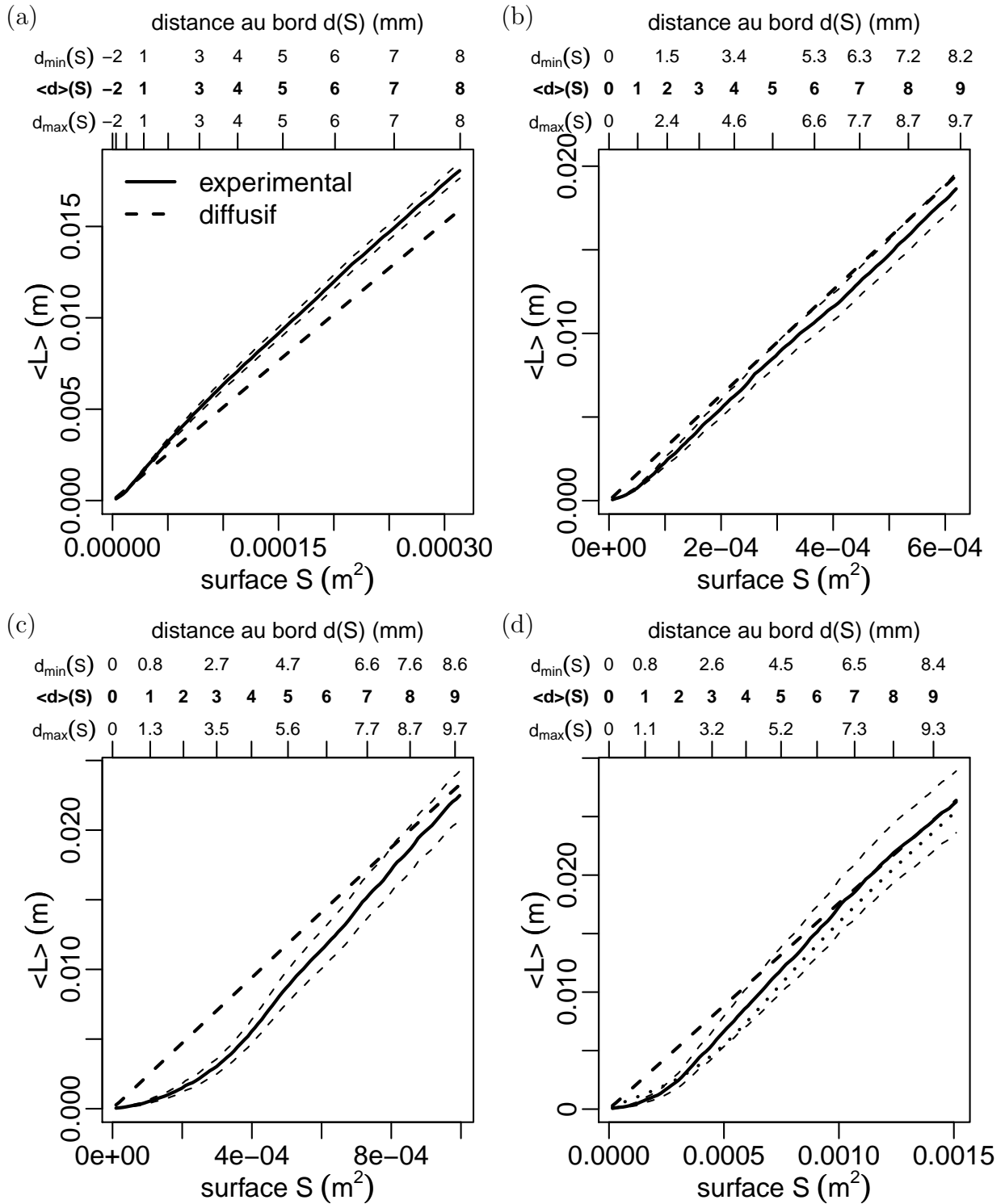


FIGURE 3.29: Probabilités de présence $P_{stat}(S)$ (plus précisément $\langle L \rangle(S) = \frac{\Phi}{c} P_{stat}(S)$) d'une fourmi dans les zones $\Omega(S)$ de surfaces croissantes S autour du bord à l'état stationnaire, mesurées expérimentalement et prédites par une marche diffusive. (a) Cadavres isolés (b) Tas de 10 cadavres (c) Tas de 50 cadavres (d) Tas de 200 cadavres. $\langle L \rangle(S)$ a été déterminé selon la méthode décrite dans la Sec. 3.8.1.2. Les figures indiquent aussi, pour chaque surface S , l'intervalle correspondant de la distance au bord $d(S)$ (cf. Sec. 3.8.1.2).

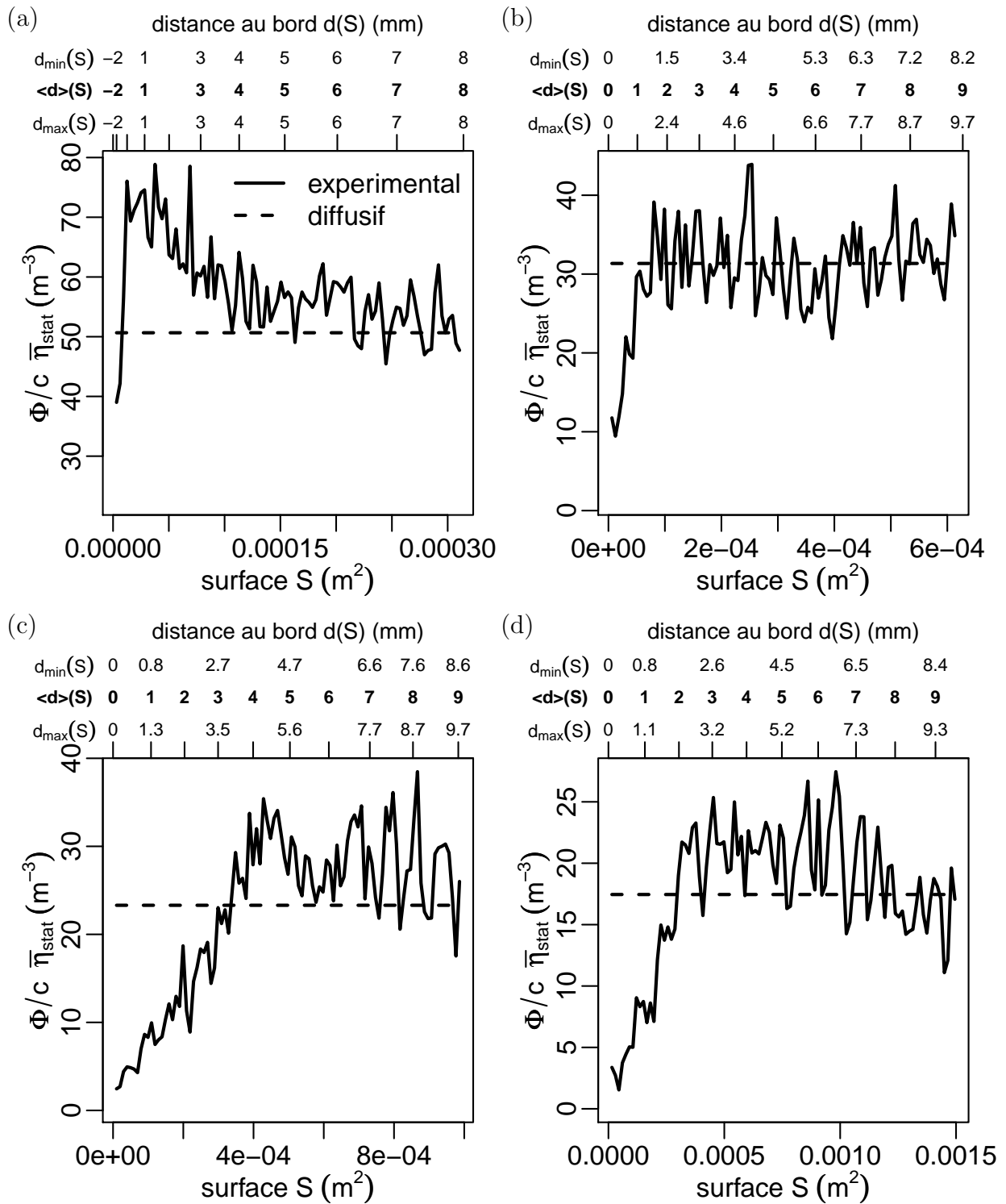


FIGURE 3.30: Densités de probabilité de présence $\bar{\eta}_{stat}(S)$ d'une fourmi à l'état stationnaire calculées par dérivation des profils $P_{stat}(S)$. (a) Cadavres isolés (b) Tas de 10 cadavres (c) Tas de 50 cadavres (d) Tas de 200 cadavres.

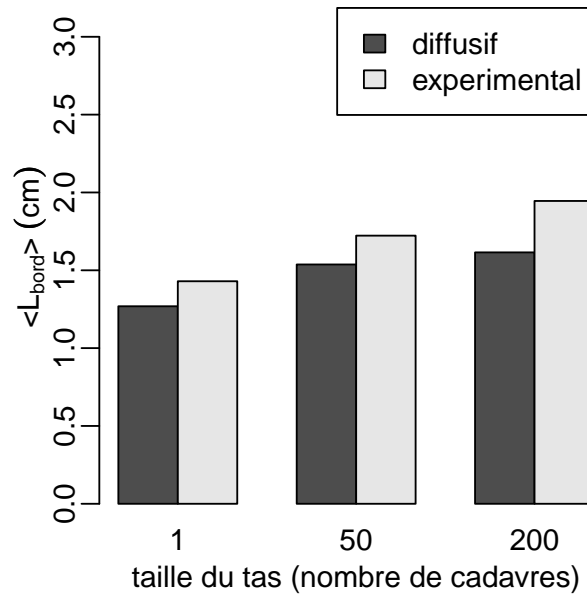


FIGURE 3.31: Longueurs moyennes de suivi de bord $\langle L_{bord} \rangle$ d'une fourmi autour des cadavres isolés et des tas de 50 et 200 cadavres, prédites par une marche diffusive (de Pearson) et mesurées expérimentalement. La zone de bord considérée pour définir $\langle L_{bord} \rangle$ est la zone Ω_{bord} entre les deux lignes iso-distance $d(S)$ au bord correspondant à $\langle d \rangle = 2$ mm et $\langle d \rangle = 8$ mm (cf. Sec. 3.8.1.2). La longueur moyenne de suivi de bord expérimentale est plus grande que celle prédite par une marche de Pearson quelle que soit la taille de tas considérée.

3.8.3 Première étape d'inversion : La marche à l'intérieur de la zone de bord dans l'approximation de tas circulaire

L'augmentation de la densité $\bar{\eta}_{stat}$ lorsque l'on s'approche du bord (c'est-à-dire l'existence de la zone dense) indique que nous sommes face à un phénomène de suivi de bord. Dans la première phase d'inversion nous ne considérons que cette zone dense. Nous ne cherchons pas à représenter les frontières de la zone de bord et les conditions aux limites à ces frontières, c'est-à-dire ni la distance maximale au-delà de laquelle le déplacement d'une fourmi n'est plus modifié par le bord ni la distance minimale en-deça de laquelle le comportement de suivi laisse place à un comportement d'évitement du bord (qui est à l'origine de la zone raréfiée). L'observation que \hat{f}_{stat} est isotrope, combiné à l'augmentation de $\bar{\eta}_{stat}$ vers le bord, nous amène à envisager l'utilisation de la version de référence de notre marche à fréquence de changement de direction asymétrique. Nous devons donc définir le vecteur orientation ω_n . Pour cela nous simplifions la situation en posant l'hypothèse que les tas de cadavres ont une forme parfaitement circulaire, ce qui est une bonne approximation pour les tas utilisés dans les expériences (à l'exception des tas de 10 cadavres, de forme très irrégulière, que nous ne cherchons pour cette raison pas à ajuster avec ce modèle). Ainsi nous sommes ramenés exactement à la configuration de suivi d'un bord fixe décrite dans la Sec. 3.7 : ω_n peut être simplement défini comme le vecteur unitaire pointant du centre du tas vers la position considérée et $\bar{\eta}_{stat}(S)$ peut être remplacée par le profil radial $\hat{\eta}_{stat}(r)$ où r désigne la distance au centre du tas. Tout ceci nous permet d'éviter pour l'instant les questions des définitions du vecteur orientation ω_n et des frontières de la zone de bord à partir du champ de cadavres (nous considérerons ces questions à l'occasion de la troisième étape d'inversion). Le profil $\hat{\eta}_{stat}(r)$ est alors relié analytiquement au coefficient de stratification k (Eq. 3.112) qui constitue le seul paramètre effectif du modèle (en supposant qu'il soit uniforme). Nous inversons sa valeur à partir des profils expérimentaux correspondant aux tas de 1, 50 et 200 cadavres. Nous obtenons le meilleur ajustement pour $k \approx 40 \text{ m}^{-1}$ (cf. Fig. 3.32). Nous calculons ensuite avec l'Eq. 3.123 les longueurs moyennes de suivi de bord $\langle L_{bord} \rangle$ autour des mêmes tas correspondant à cette valeur de k . La qualité des ajustements (notamment de $\hat{\eta}_{stat}(r)$ autour d'un cadavre isolé ainsi que de $\langle L_{bord} \rangle$ autour des tas de 1, 50 et 200 cadavres) montre que l'utilisation de la version de référence de la marche asymétrique, avec k uniforme, est pertinente pour représenter le déplacement d'une fourmi autour d'un tas de cadavres. Nous disposons donc d'un premier énoncé simplifié du modèle de déplacement, permettant d'ores et déjà d'étudier des situations où les lignes de bord des tas de cadavres sont clairement définies. Dans ces situations, l'inversion du paramètre de stratification k à partir des données expérimentales est très simple et les champs f_{stat} et η_{stat} ainsi que les

longueurs moyennes de suivi de bord peuvent être décrits analytiquement en fonction de k . La simplicité de l'énoncé facilite l'interprétation des observations expérimentales et permet de se concentrer sur les paramètres essentiels du modèle (ici le paramètre de stratification k).

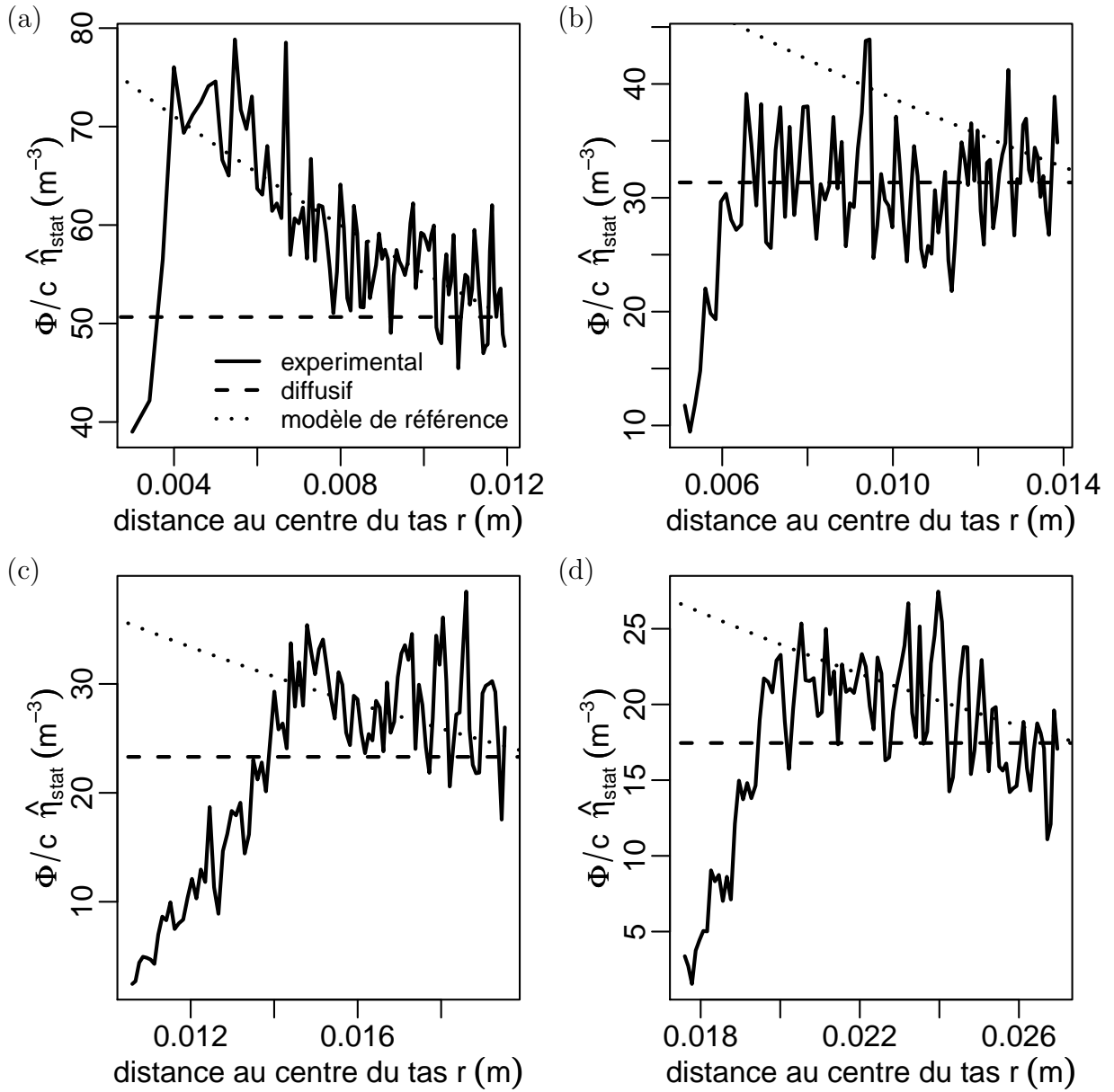


FIGURE 3.32: Densités de probabilité de présence $\hat{\eta}_{stat}(r)$ d'une fourmi à l'état stationnaire, mesurées expérimentalement, prédites par une marche diffusive et prédites par notre modèle de référence. Cette figure reflète le résultat de la première étape d'inversion, dans laquelle notre modèle de référence a été résolu analytiquement en supposant que k est uniforme ($k = 40 m^{-1}$) et que les tas sont parfaitement circulaires (cf. Eq. 3.112). Il ne prend pas en compte la zone raréfiée près du bord. (a) Cadavres isolés (b) Tas de 10 cadavres (c) Tas de 50 cadavres (d) Tas de 200 cadavres. Notre modèle de référence reproduit quantitativement la stratification de $\hat{\eta}_{stat}(S)$ observée dans la zone dense autour d'un cadavre isolé (pour lequel $\hat{\eta}_{stat}(S)$ est incompatible avec le modèle diffusif) et est également compatible avec les tas de 50 et 200 cadavres (pour lesquels $\hat{\eta}_{stat}(S)$ est cependant également compatible avec le modèle diffusif).

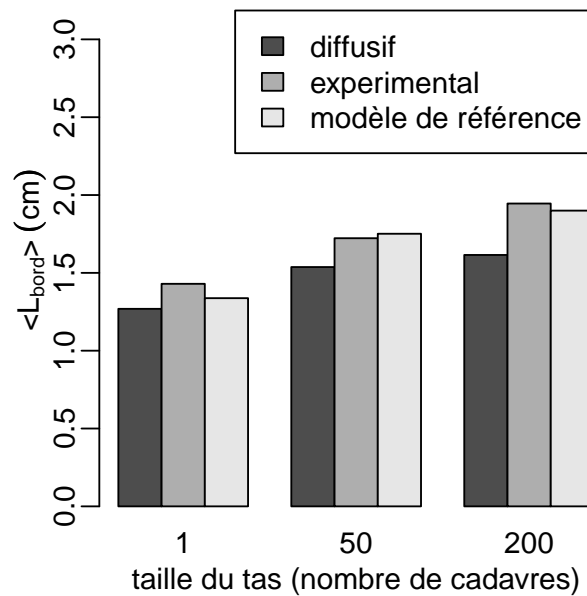


FIGURE 3.33: Longueurs moyennes de suivi de bord $\langle L_{bord} \rangle$ d'une fourmi autour des cadavres isolés et des tas de 50 et 200 cadavres, mesurées expérimentalement, prédites par une marche diffusive (de Pearson) et prédites par notre modèle de référence. Le modèle de référence a été résolu analytiquement en supposant un coefficient de stratification k uniforme ($k = 40 \text{ m}^{-1}$), des tas parfaitement circulaires et sans prendre en compte la zone raréfiée près du bord. Pour toutes les tailles de tas, ce modèle prédit des longueurs moyennes de suivi très proches de celles observées expérimentales (alors que la marche de Pearson conduit systématiquement à des prédictions trop petites).

3.8.4 Deuxième étape d'inversion : Le modèle de déplacement complet pour un seul cadavre

Lors de la première étape d'inversion nous avons représenté les tas de façon approximative par des disques et n'avons pas tenu compte des conditions aux limites. Maintenant, avec la deuxième étape d'inversion, nous commençons la définition, validation et paramétrisation du modèle complet et définitif. Nous considérons dans un premier temps uniquement la configuration expérimentale la plus simple dont nous disposons, c'est-à-dire celle avec des cadavres isolés. En effet, en choisissant de représenter chaque cadavre par la position de son barycentre, nous avons alors une configuration à symétrie circulaire parfaite, comme dans la première étape d'inversion. Ainsi nous pouvons repérer la position d'une fourmi par sa distance, notée δ , au barycentre du cadavre et définir le vecteur orientation ω_n à cette position comme le vecteur unitaire pointant du barycentre du cadavre vers le point considéré¹⁸ (la définition de ω_n dans le cas général d'un tas quelconque sera l'objet de la dernière étape d'inversion dans laquelle nous considérerons les tas de plusieurs cadavres). Dans ce modèle, nous représentons le déplacement des fourmis dans la zone de bord à l'aide de la fréquence de changement de direction asymétrique $\nu(\theta) = \nu_l \frac{1+\beta \cos(\theta)}{1-\beta}$ ($\nu_l = 1.55 \text{ s}^{-1}$) et d'une fonction de phase $p_l(|\theta - \theta'|) = \frac{l}{1-e \cos(|\theta - \theta'|)}$ ($e = \frac{2g}{g^2+1}$ avec $g = 0.53$, l étant déterminé par normalisation, cf. Fig. 3.5). La fonction de phase p_l est celle observée en champ libre et le paramètre ν_l est aussi la fréquence de changement de direction observée en champ libre. Le paramètre d'asymétrie β de la fréquence de changement de direction de ce modèle est lié au coefficient de stratification k par l'Eq. 3.111, soit $k = \frac{1}{c} \frac{\nu_l \beta}{1-\beta} (1-g)$ ($c = 1.1 \cdot 10^{-2} \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$). La vitesse de déplacement c , constante et identique pour toutes les fourmis, est celle observée en champ libre [57]. La zone de bord est raccordée d'une part au champ libre et d'autre part à la zone de tas (ce que nous n'avons pas pris en compte lors de la première étape d'inversion). La frontière entre la zone de bord et le champ libre est repérée par la distance $\delta_{t,1}$ au barycentre du cadavre isolé, appelé distance seuil de suivi de bord. La frontière entre la zone de bord et la zone de tas (le tas est ici constitué par un seul cadavre) est repérée par la distance δ_1^* à ce barycentre, appelé distance seuil d'évitement du bord. A ces frontières nous utilisons les conditions aux limites décrites dans la Sec. 3.6.6 : à l'interface entre la zone de bord et le champ libre ($\delta = \delta_{t,1}$) il s'agit d'une simple condition de raccord où la fonction de distribution est continue à l'interface et nous utilisons dans le champ libre ($\delta > \delta_{t,1}$) une

18. Pour un cadavre isolé la distance δ au barycentre du cadavre est identique au rayon r autour du barycentre du tas. L'introduction de la variable δ est motivée par la troisième étape d'inversion dans laquelle nous généraliserons notre modèle aux configurations à plusieurs cadavres pour lesquels δ désignera la distance au barycentre du cadavre le plus proche (et sera donc différent de r). Le barycentre du cadavre le plus proche remplace la notion de "bord" qui n'existe plus dans ce modèle.

marche aléatoire de Pearson avec une fréquence de changement de direction $\nu = \nu_l$. En ce qui concerne la condition aux limites à l'interface entre la zone de bord et la zone de tas ($\delta = \delta_1^*$) nous avons utilisé deux variantes : Dans la première, nous imposons une condition aux limites de réflexion spéculaire totale sur le cercle défini par $\delta = \delta_1^*$ ¹⁹. Dans la deuxième variante, il n'y a pas de réflexion et pour $\delta < \delta_1^*$ nous continuons à utiliser notre modèle de référence mais avec une fréquence de changement de direction ν' plus élevée et surtout d'asymétrie inversée : $\nu'(\theta) = \nu^* \frac{1+\beta' \cos(\theta)}{1-\beta'}$ où β' est le paramètre d'asymétrie ($\beta' \in]-1; 0]$) et $\nu^* = \nu_l \frac{1+\beta'}{1-\beta'}$ est la valeur minimale de cette fréquence de changement de direction (atteinte lorsque la fourmi se déplace en direction opposée du bord), que l'on choisit plus grande qu'en zone de bord. La fonction de phase est encore p_l , elle est donc choisie identique à celle utilisée en zone de bord et en champ libre. β' et ν^* conduisent au coefficient de stratification k' vérifiant $k' = \frac{1}{c} \frac{\nu^* \beta'}{1-\beta'} (1-g)$.

Comment inverser les paramètres de ce modèle de déplacement ? Considérons la première variante, dans laquelle nous utilisons une condition aux limites de réflexion à l'interface entre la zone de bord et la zone de tas. Ce modèle comporte trois paramètres : le paramètre d'asymétrie β de la fréquence de changement de direction (ou, de façon équivalente, le coefficient de stratification k), la distance seuil de suivi de bord $\delta_{t,1}$ et la distance seuil d'évitement du bord δ_1^* . Nous ajustons ces paramètres à partir du profil de la probabilité de présence stationnaire $P_{stat}(\delta)$ d'une fourmi autour d'un cadavre isolé que nous avons mesuré expérimentalement (cf. Fig. 3.38a, cette figure est, de même que toutes les autres figures concernant l'inversion du modèle, rapporté à la fin de cette section où nous résumons la démarche d'inversion). Comme ce profil décroche de la prédiction diffusive dès la distance maximale observée (et que ceci est aussi le cas pour les tas de plusieurs cadavres), nous posons $\delta_{t,1} = 12$ mm. Cependant, comme nous n'avons pas observé le déplacement pour des distances plus grandes au tas, nous ne pouvons pas exclure que $\delta_{t,1}$ soit en réalité plus élevé (cf. Sec. 3.8.2). Nous pourrions ensuite inverser simultanément la distance seuil d'évitement du bord δ_1^* (correspondant au point où la pente du profil $P_{stat}(\delta)$ devient plus faible que la pente diffusive) et le coefficient de stratification k (correspondant à la pente de $P_{stat}(\delta)$). Cependant nous verrons que ces paramètres contraindront fortement les possibilités d'ajustement des profils autour des tas de 50 ou 200 cadavres lors de la troisième étape d'inversion et nous utilisons pour cette raison une autre procédure d'ajustement : Nous déterminons d'abord une gamme assez large de valeurs de δ_1^* compatibles avec le profil $P_{stat}(\delta)$. Pour chaque valeur de δ_1^* , nous ajus-

19. Si la montée des fourmis sur le tas est importante, on peut aussi utiliser une condition aux limites de réflexion spéculaire partielle (réflexivité ρ) et représenter le déplacement sur le tas par une marche de Pearson avec une fréquence de changement de direction ν_{tas} plus grande qu'en zone de bord.

tons ensuite k en utilisant une procédure de moindres carrés²⁰. L'ajustement final incluant le modèle du bord que nous définirons dans la troisième étape d'inversion sera réalisé pour tous les couples de paramètres (δ_1^*, k) , et nous retiendrons finalement le jeu de paramètres conduisant au meilleur ajustement (au sens de notre procédure de moindres carrés). La procédure d'ajustement pour l'autre variante du modèle, dans laquelle il n'y a pas de réflexion à l'interface entre la zone de bord et la zone de tas mais une inversion de l'asymétrie de la fréquence de changement de direction, est quasiment identique (cf. Fig. 3.41a) : Cette variante comporte simplement un paramètre supplémentaire : le coefficient de stratification k' dans la zone raréfiée, qui peut être inversé en même temps que k (en fait il y a deux paramètres ν^* et β' mais ils conduisent à un seul paramètre effectif, k' , et nous nous contenterons d'inverser ce paramètre effectif).

20. Nous n'utilisons pas les écarts-types expérimentaux dans cette procédure de moindres carrés car la fonction $P_{stat}(S)$ est une cumulée et donc tous les points sont fortement corrélés.

3.8.5 Troisième étape d'inversion : Généralisation du modèle de déplacement à un champ de cadavres quelconque

Nous voulons utiliser notre modèle de déplacement dans le contexte de l'agrégation de cadavres. Durant le processus d'agrégation, une fourmi peut rencontrer des configurations de cadavres diverses dans son voisinage et notamment des configurations à plusieurs cadavres. Dans la deuxième étape d'inversion, nous avons uniquement considéré la configuration correspondant à un cadavre isolé. Pour définir les frontières de la zone de bord ainsi que pour définir le vecteur orientation ω_n , nous avons utilisé la position du barycentre de cet cadavre : la zone de bord a été définie comme la zone dans laquelle la distance à ce barycentre est inférieure à la distance seuil de suivi de bord $\delta_{t,1}$ mais supérieure à la distance seuil d'évitement du bord δ_1^* et le vecteur orientation ω_n comme le vecteur normal pointant vers du barycentre du cadavre vers le point d'observation. L'objectif de la troisième étape d'inversion est de définir les frontières de la zone de bord ainsi qu' ω_n en tout point de cette zone pour un champ de cadavres quelconque et donc notamment aussi lorsqu'il y a plusieurs cadavres dans le voisinage immédiat de la fourmi. Pour cela nous considérons les configurations correspondant aux tas de cadavres étudiés expérimentalement (10, 50 et 200 cadavres). Dans la première phase d'inversion nous avons modélisé le déplacement des fourmis dans ces configurations en approximant les tas par des disques. Cette approximation nous a permis de définir ω_n en chaque point comme le vecteur unitaire normal sortant du bord du disque (au point du bord le plus proche). Maintenant nous reconsidérons ces mêmes configurations sans utiliser cette approximation (la notion de "bord" n'existe plus dans le modèle définitif) mais en utilisant le champ des positions des cadavres dans le voisinage. En ce qui concerne ω_n , nous le définissons en chaque point \mathbf{x} comme une fonction de \mathbf{x} et des positions \mathbf{x}_i de tous les cadavres dans le voisinage (Sec. 3.8.5.1). En ce qui concerne les frontières de la zone de bord, l'observation expérimentale montre que la distance limite séparant la zone dense et la zone raréfiée autour du tas (qui correspondait dans le cas d'un cadavre isolé à la distance seuil d'évitement du bord δ_1^*) dépend de la taille du tas et donc de la courbure du "bord" (elle est plus grande pour un grand tas, par exemple un tas de 200 cadavres, correspondant à une faible courbure que pour un petit tas, par exemple un cadavre isolé, correspondant à une forte courbure). Ceci suggère qu'à une distance au tas donnée, une fourmi perçoit différemment deux "bords" de courbures différentes. Pour prendre en compte cet effet de courbure, notre modèle de bord définit en chaque point \mathbf{x} une grandeur scalaire s , appelée stimulus de bord, à partir de la répartition locale des cadavres dans le voisinage (tout comme ω_n , s est donc une fonction du point \mathbf{x} et des positions \mathbf{x}_i de tous les cadavres). Le stimulus de bord s est une grandeur positive, nulle dans le champ libre et maximale au centre d'un grand tas. La zone de bord

est définie comme le domaine dans lequel $s_t < s < s^*$ (Sec. 3.8.5.2). La frontière entre la zone de bord et le champ libre est repérée par la ligne iso-stimulus de bord $s = s_t$ et celle entre la zone de bord et la zone de tas par une deuxième ligne iso-stimulus de bord $s = s^*$ (cf. Fig. 3.34). Nous validons la définition du vecteur orientation ω_n ainsi que la définition des frontières de la zone de bord à partir du champ de cadavres et ajustons les paramètres correspondants à partir des résultats des expériences réalisées avec des tas de plusieurs cadavres (Sec. 3.8.5.4). Comme les films expérimentaux ne permettent pas de distinguer les cadavres individuellement sur les tas, nous reconstruisons au préalable les positions \mathbf{x}_i des cadavres en utilisant les contours de tas mesurés expérimentalement (Sec. 3.8.5.3).

N.B. : Dans la variante du modèle dans laquelle intervient la réflexion spéculaire sur cette deuxième frontière, nous utiliserons l'approximation que la normale à la frontière (nécessaire pour définir l'angle de réflexion) est égale au vecteur orientation ω_n . Cette approximation correspond à l'hypothèse que la répartition spatiale des cadavres puisse être représentée par un champ de densité de probabilité de présence de second ordre (cf. Sec. 3.8.5.1) ce qui est acceptable pour les bords des tas circulaires utilisés ici. Nous verrons que cette approximation est par contre très mauvaise pour le champ de cadavres dispersé de la phase initiale du processus d'agrégation (cf. Sec. 3.8.7).

3.8.5.1 Le vecteur orientation ω_n

Nous définissons d'abord en tout point \mathbf{x} le vecteur $\mathbf{B}(\mathbf{x})$, que nous appelons vecteur de bord, comme la somme vectorielle sur les n cadavres présents dans l'arène :

$$\mathbf{B}(\mathbf{x}) = \sum_{i=1}^n p_i(\|\mathbf{x}_i - \mathbf{x}\|) \frac{\mathbf{x}_i - \mathbf{x}}{\|\mathbf{x}_i - \mathbf{x}\|} \quad (3.148)$$

dans laquelle chaque cadavre i contribue avec un poids p_i qui dépend de sa distance $\delta_i = \|\mathbf{x}_i - \mathbf{x}\|$ au point considéré. La dépendance choisie pour le poids, $p(\delta)$, est une fonction gaussienne d'écart-type σ :

$$p(\delta) = \exp\left(-\frac{\delta^2}{2\sigma^2}\right) \quad (3.149)$$

Notre choix de la forme gaussienne pour $p(\delta)$ sera justifié dans la section suivante lorsque nous étudierons le stimulus de bord s (Sec. 3.8.5.2). Pour l'instant, il suffit de remarquer qu'avec cette forme seuls les cadavres proches ont un poids p_i significatif ce qui permet de prendre en compte le caractère local de la perception d'une fourmi. Le vecteur orientation ω_n est

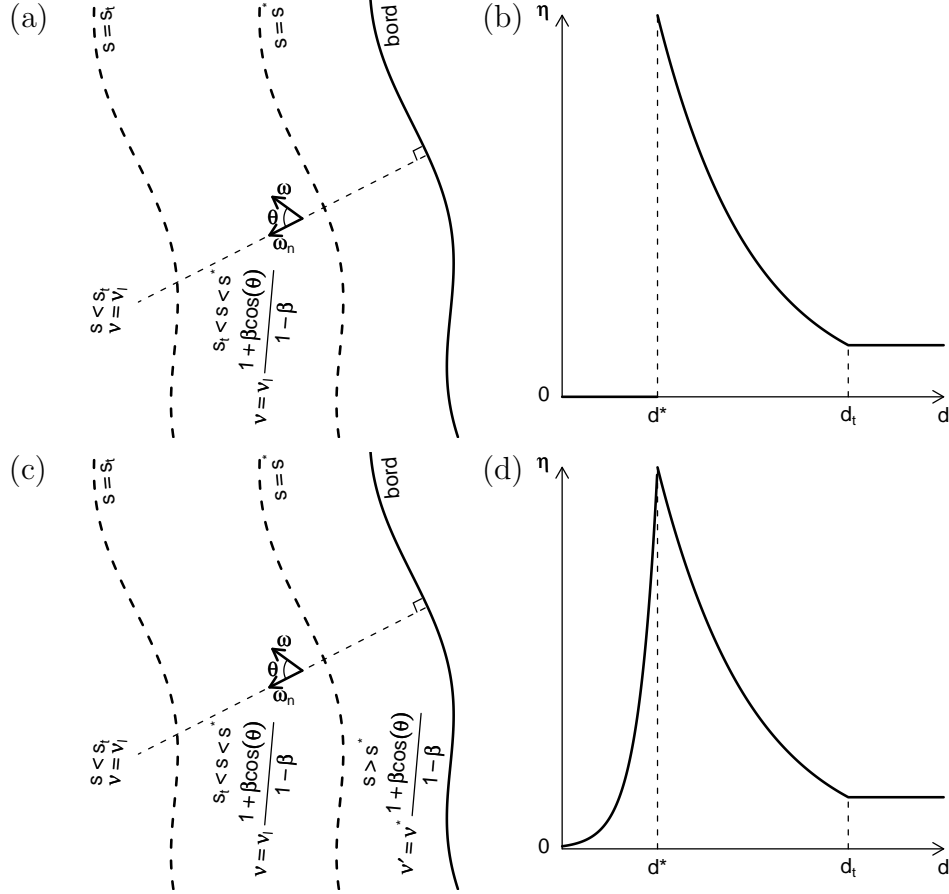


FIGURE 3.34: Illustration des conditions aux limites pour la zone de bord. Dans la zone de bord ($s_t < s < s^*$), la fréquence de changement de direction est $\nu(\theta) = \nu_l \frac{1 + \beta \cos(\theta)}{1 - \beta}$ ($\beta \in [0; 1[$) où ν_l est la fréquence de changement de direction utilisée en champ libre. En $s = s_t$, la zone de bord est raccordée au champ libre où la marche est diffusive ($\nu = \nu_l$). En $s = s^*$, nous avons utilisé deux variantes différentes : (a-b) Réflexion totale et spéculaire sur la ligne iso-stimulus de bord $s = s^*$. (c-d) Inversion de l'asymétrie de la fréquence de changement de direction pour $s > s^*$ ($\nu'(\theta) = \nu^* \frac{1 + \beta' \cos(\theta)}{1 - \beta'}$ avec $\beta' \in]-1; 0]$ et $\nu^* = \nu_l \frac{1 + \beta'}{1 - \beta'}$). Les figures a et c représentent schématiquement ces conditions aux limites alors que les figures b et d indiquent qualitativement le profil, selon l'axe en pointillé indiqué sur les schémas, de la densité de probabilité de présence η_{stat} d'une fourmi résultant à l'état stationnaire du modèle et des conditions aux limites. d^* et d_t sont les distances au bord correspondant aux seuils s^* et s_t .

ensuite défini comme l'opposé de la direction de ce vecteur de bord \mathbf{B} , soit $\boldsymbol{\omega}_n(\mathbf{x}) = -\frac{\mathbf{B}(\mathbf{x})}{\|\mathbf{B}(\mathbf{x})\|}$. La Fig. 3.35 illustre cette définition pour quelques configurations particulières du champ de cadavres.

Dans une vision continue, les cadavres peuvent être représentés par un champ de densité de cadavres, $\eta_{cadavre}(\mathbf{x})$, dans un espace bi-dimensionnel $\Omega \in \mathbb{R}^2$. La définition du vecteur de bord \mathbf{B} (Eq. 3.148) devient alors

$$\mathbf{B}(\mathbf{x}) = \int_{\Omega} p(\|\mathbf{x}_i - \mathbf{x}\|) \eta_{cadavre}(\mathbf{x}') \mathbf{e}_{\rho} d\mathbf{x} \quad (3.150)$$

et on peut montrer que si la distribution de cadavres est telle que la fonction $\eta_{cadavre}(\mathbf{x})$ est approximable par une fonction polynomiale d'ordre deux, alors

$$\mathbf{B}(\mathbf{x}) \approx \frac{\pi^{3/2}}{2} \sigma^3 \nabla_x \eta_{cadavre} \quad (3.151)$$

Notre définition du vecteur orientation conservera donc un sens biologique si nous devons ultérieurement considérer des champs continus de cadavres (notamment pour l'étude de la construction avec des boulettes de terre maçonnées par les fourmis ou les termites) tant que les variations spatiales de $\eta_{cadavre}$ resteront d'ordre deux à l'échelle de la distance de perception (ici de σ).

3.8.5.2 Le stimulus de bord

Nous avons choisi de définir le stimulus de bord $s(\mathbf{x})$ en un point \mathbf{x} par la somme sur tous les cadavres :

$$s(\mathbf{x}) = \sum_{i=1}^n p_i(\|\mathbf{x}_i - \mathbf{x}\|) \quad (3.152)$$

dans laquelle chaque cadavre i contribue avec le même poids gaussien $p_i(\|\mathbf{x}_i - \mathbf{x}\|)$ que pour le vecteur de bord $\mathbf{B}(\mathbf{x})$.

Pourquoi cette définition du stimulus de bord s ? Par exemple, pourquoi ne pas plutôt utiliser la distance au barycentre du cadavre le plus proche qui pourrait être facilement associée à des images comportementales comme des contacts antennaires ou physiques avec cet cadavre ? Pour comprendre la première raison, liée directement aux observations expérimentales, considérons les deux seuils sur s intervenant dans notre modèle. Nous avons, d'une part, la frontière entre le champ libre et la zone de bord autour d'un tas qui correspond à un

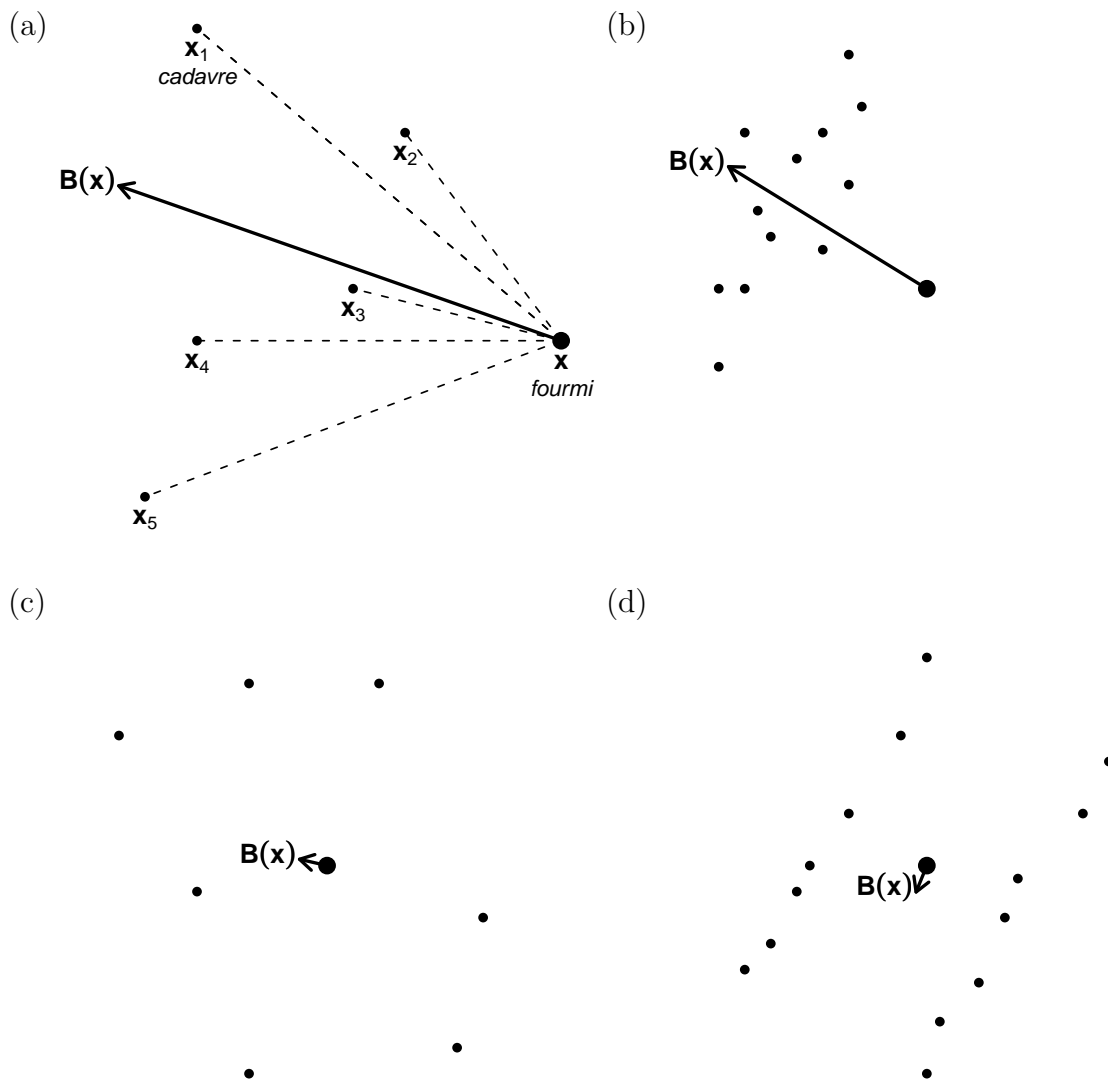


FIGURE 3.35: Illustration de la définition du vecteur de bord \mathbf{B} en fonction des positions des cadavres dans le voisinage de la fourmi située en \mathbf{x} . (a) Définition du vecteur de bord. $\mathbf{B}(\mathbf{x}) = \sum_{i=1}^n \exp\left(-\frac{(\mathbf{x}_i - \mathbf{x})^2}{2\sigma^2}\right) \frac{\mathbf{x}_i - \mathbf{x}}{\|\mathbf{x}_i - \mathbf{x}\|}$ (chaque cadavre i contribue avec un poids décroissant en fonction de sa distance à la fourmi selon une gaussienne d'écart-type σ). Les figures b-d indiquent \mathbf{B} pour quelques configurations de cadavres particulières. (b) A proximité du bord d'un tas, la norme de \mathbf{B} est grande et la direction de \mathbf{B} "longe" le bord. (c) Dans un champ aléatoire de cadavres (typique pour la condition initiale dans les expériences d'agrégation), $\mathbf{B} \ll 1$ et la direction est aléatoire. (d) Dans un "couloir" constitué par des cadavres des deux côtés (mais pas devant ni derrière) le résultat est identique ($\mathbf{B} \ll 1$ et direction aléatoire).

seuil sur le stimulus de bord, le seuil de suivi de bord s_t . En dessous de ce seuil, le déplacement d'une fourmi est représenté par une marche de Pearson et au-dessus, par notre modèle de référence avec une fréquence de changement de direction $\nu(\theta)$ asymétrique. L'étude expérimentale montre que la distance au barycentre du cadavre le plus proche correspondant à ce seuil (que nous appellerons distance seuil de suivi de bord comme nous l'avons fait pour le cadavre isolé et que nous noterons δ_t) est plus grande que 10 mm pour toutes les tailles de tas. Les données disponibles ne permettent cependant pas de préciser d'avantage la valeur de δ_t . Nous avons d'autre part la frontière entre la zone dense et la zone raréfiée qui correspond dans le modèle au seuil d'évitement du bord s^* . Les données expérimentales montrent que la distance seuil d'évitement du bord correspondante, δ^* , augmente avec la taille du tas (elle passe de moins de 2 mm pour le cadavre isolé à 5 mm pour le tas de 200 cadavres). Cette croissance est difficile à expliquer par un stimulus s de type distance au cadavre le plus proche, alors qu'elle émerge automatiquement de notre définition de s comme une somme des contributions de tous les cadavres : Le seuil s^* est atteint plus tôt (c'est-à-dire plus loin du tas) pour une fourmi s'approchant d'un grand tas que pour une fourmi s'approchant d'un tas plus petit, simplement parce qu'il y a plus de cadavres sur un grand tas (nous reviendrons plus en détail sur ce fait lors de l'ajustement du modèle de bord au Sec. 3.8.5.4). La deuxième raison de la définition choisie est que nous souhaitons que notre modèle puisse facilement être étendu à une représentation statistique du champ de cadavres (ce qui est important pour pouvoir étudier le déplacement dans des structures continues ou comportant un très grand nombre de cadavres, par exemple les nids des fourmis ou des termites). Or une telle représentation statistique n'indique pas la position d'un cadavre individuel et donc la notion de cadavre le plus proche est difficile à définir. Le choix de s défini comme la somme des contributions de tous les cadavres peut au contraire être facilement étendu à une vision statistique (comme nous l'avons fait dans le paragraphe précédent pour le vecteur de bord **B**).

Les arguments que nous venons de développer (l'explication de l'effet de la taille du tas sur la distance seuil d'évitement du bord et la possibilité d'une description statistique du champ de cadavres) justifient notre choix de définir s comme une somme des contributions de tous les cadavres. Il reste alors à justifier la définition du poids p_i correspondant à la contribution de chaque cadavre i au stimulus s à la position \mathbf{x} . L'idée principale est de représenter le caractère local de la perception : p_i doit être nul ou négligeable pour un cadavre loin du point \mathbf{x} . Une possibilité serait de poser $p_i = \frac{S_{i \cap p}}{S_{cadavre} S_p}$ (où $S_p = \pi R_p^2$ est la surface d'un disque de "perception" centré en \mathbf{x} et chaque cadavre est représenté par un disque de surface $S_{cadavre} = \pi R_{cadavre}^2$, $S_{i \cap p}$ représentant la surface d'intersection entre le cadavre i et le disque de perception). Dans ce cas s serait une densité. L'inconvénient de ce choix est qu'il

nécessite de définir la forme d'un cadavre (ici un disque) et introduit deux paramètres (R_p et $R_{cadavre}$). Nous avons préféré définir p_i uniquement à partir des distances δ_i entre la fourmi et le barycentre de chaque cadavre i . Deux exemples de fonctions couramment utilisées en physique pour représenter des situations de ce type sont la gaussienne $p(\delta) \propto \exp(-\delta^2)$ et la lorentzienne $p(\delta) \propto \delta^{-2}$. La lorentzienne pourrait représenter (pour S grand) une perception visuelle (ou aussi olfactive) puisque la fraction angulaire du champ visuel (en trois dimensions, c'est-à-dire en sr) occupée par un cadavre décroît en δ^{-2} et donc, si l'on ne tient pas compte de l'éventuelle obstruction visuelle par d'autres cadavres, on pourrait argumenter que chaque cadavre contribue en δ^{-2} à la perception totale. Nous avons finalement choisi la gaussienne essentiellement pour ses propriétés mathématiques en anticipant les développements formels qu'exigeront les analyses de l'émergence à l'aide des outils de la physique du non linéaire ainsi que les dérivations macroscopiques qui seront certainement une des prochaines étapes du travail faisant suite à la présente étude. La distribution gaussienne ne fait intervenir qu'un seul paramètre, son écart-type σ .

3.8.5.3 Reconstruction de la position des cadavres sur les tas expérimentaux

Nous venons de proposer une définition du vecteur orientation ω_n , du stimulus de bord $s(\mathbf{x})$ et des frontières de la zone de bord à partir du champ de cadavres qui nous permet d'utiliser notre modèle de suivi de bord dans le contexte de l'agrégation de cadavres. Nous avons défini en tout point \mathbf{x} le vecteur orientation $\omega_n(\mathbf{x})$ et le stimulus de bord $s(\mathbf{x})$ comme des fonctions du champ des positions \mathbf{x}_i des cadavres dans le voisinage. Ces définitions font intervenir le paramètre σ (l'écart-type de la gaussienne du poids de perception). Pour inverser ce paramètre nous souhaitons utiliser nos expériences dans lesquelles les fourmis se déplacent autour des tas de cadavres préformés. Malheureusement la qualité des enregistrements vidéo ne nous permet pas de distinguer chaque cadavre i sur le tas et donc nous ne connaissons à priori pas le champ de positions \mathbf{x}_i . Nous disposons uniquement d'une ligne de contour pour chaque tas, estimée visuellement et acquise sous forme d'un polygone. Il est donc nécessaire de reconstruire le champ de positions \mathbf{x}_i des cadavres à partir de ce contour²¹. Cette reconstruction pose plusieurs questions :

- Le contour lui-même est difficile à définir précisément puisque le contour relevé sous forme de polygone sur les vidéos dépend de la résolution de la vidéo et d'un seuil de niveau de gris (à partir de quel niveau de gris un pixel doit être considéré comme

21. Nous pouvons admettre qu'à cause du caractère local de la perception seuls les cadavres périphériques sont importants mais ceci ne change fondamentalement rien aux difficultés de reconstruction que nous allons mentionner.

appartenant au tas ?).

- Comment sont repartis les cadavres sur le tas ? Nous savons qu'il n'y a pas d'empilement de cadavres sur les tas préformés. Est-ce que cette configuration peut être représentée par une distribution aléatoire uniforme ou faut-il tenir compte des effets d'exclusion stérique ?
- Le contour d'un tas correspond aux bords extérieurs des cadavres périphériques, mais dans le modèle interviennent uniquement les centres de ces cadavres. Pour estimer la distance à laquelle se situent les centres, comment définir la forme et la taille des cadavres ?

Sans aller au bout de toutes ces questions, nous avons néanmoins envisagé plusieurs méthodes alternatives de reconstruction. D'une part, nous avons testé deux variantes pour définir le domaine \mathcal{D} sur lequel sont générés les positions des cadavres : dans la première variante, \mathcal{D} est un disque (de même surface que la moyenne des contours expérimentaux) et dans la deuxième, \mathcal{D} est la zone délimitée par le contour expérimental. D'autre part, nous avons testé deux variantes pour le tirage aléatoire de la position d'un cadavre à l'intérieur du domaine \mathcal{D} : dans la première, cette position est distribuée selon une loi aléatoire uniforme, alors que dans la deuxième, la distribution tient compte des effets d'exclusion stérique. Dans ce cas, l'algorithme de tirage de la position d'un cadavre est le suivant : Les cadavres sont considérés comme des disques de rayon $R_{cadavre} = 2$ mm (cf. Sec. 3.8.1.2). Une position est tirée selon une loi aléatoire uniforme sur le domaine \mathcal{D} (plus précisément sur la sous-zone de \mathcal{D} constituée par l'ensemble des points situés à une distance du bord plus grande que $\frac{R_{cadavre}}{2}$ ce qui conduit à un tas, défini comme la zone délimitée par les bords extérieurs des cadavres périphériques, de dimensions proches de celles du tas expérimental). Ce tirage est répété jusqu'à ce que le cadavre soit plus loin qu'une distance minimale d_{min} de tous les cadavres déjà positionnés (critère de non-superposition). En pratique, comme d_{min} n'est pas connue, il est initialisé à une valeur finie grande et lorsque le critère de non-superposition n'est toujours pas satisfait au bout de n tirages, alors d_{min} est réduite d'un facteur k_{red} et nous relançons l'algorithme avec n nouveaux tirages. Ce processus est itéré jusqu'à ce que la position tirée satisfasse le critère de non-superposition. La position est alors acceptée et nous passons au positionnement du cadavre suivant.

Ces différentes méthodes mènent à des géométries différentes pour le tas reconstruit et donc aussi pour la zone de bord. Nous les avons comparé selon deux critères :

- La visualisation des tas générés permet de comparer qualitativement leurs caractéristiques (taille, infractuosités du bord, régularité de la distribution des cadavres) aux tas expérimentaux (cf. Fig. 3.36).
- La distance au bord d est définie expérimentalement comme la distance à un polygone

alors qu'elle est définie dans le modèle à partir de la distance au cadavre le plus proche (à laquelle il faut ajouter $R_{cadavre}$). De ce fait la zone Ω définie dans la Sec. 3.8.1.2 (et utilisé pour la caractérisation expérimentale du suivi de bord) peut avoir une géométrie différente, notamment une surface S différente de celle que nous obtenons après reconstruction. Pour comparer quantitativement les tas obtenus avec les différentes méthodes de génération aux tas expérimentaux nous utilisons alors la fonction $\langle d \rangle (S)$ définie dans cette même section (cf. Fig. 3.37).

En fonction de ces critères, nous avons finalement décidé d'utiliser les contours expérimentaux pour définir le domaine \mathcal{D} et de tenir compte des effets d'exclusion stérique. Les paramètres intervenant dans l'algorithme de tirage des positions des cadavres, ajusté selon ces mêmes critères, sont $n = 100$ et $k_{red} = 0.9$.

3.8.5.4 Validation expérimentale des définitions du vecteur orientation ω_n ainsi que des frontières de la zone de bord à partir du champ de cadavres et ajustement des paramètres correspondants

Les définitions du vecteur orientation ω_n ainsi que des frontières de la zone de bord à partir du champ de cadavres comportent un seul paramètre : l'écart-type σ de la gaussienne définissant la contribution de chaque cadavre en fonction de son éloignement. Ce paramètre règle indirectement l'effet de la taille du tas (c'est-à-dire de la courbure du "bord") sur la distance seuil d'évitement du bord δ^* . En effet nous fixons $s^* = p(\delta_1^*)$ et, en présence de plusieurs cadavres, lorsque le seuil s^* est atteint, la distance au cadavre le plus proche est nécessairement supérieure à δ_1^* et dépend de la distribution des autres cadavres. Par exemple, en présence de deux cadavres, si on note δ_2^* la distance au cadavre le plus proche et δ_2' la distance au second cadavre, alors le seuil s^* vérifie $p(\delta_2^*) + p(\delta_2') = s^*$. La fonction $p(\delta)$ étant positive et décroissante, on a donc $p(\delta_2^*) < p(\delta_1^*)$ et $\delta_2^* > \delta_1^*$. Ainsi la distance seuil d'évitement du bord avec deux cadavres, δ_2^* , est plus grande que celle avec un seul cadavre, δ_1^* . Dans le cas particulier où $\delta_2' = \delta_2^*$ l'intensité de cette dépendance est indiquée par le rapport $\frac{\delta_2^*}{\delta_1^*}$. On obtient, en utilisant la définition de s de l'Eq. 3.152,

$$\frac{\delta_2^*}{\delta_1^*} = \sqrt{\frac{\ln \frac{s^*}{2}}{\ln s^*}} = \sqrt{1 - \frac{\ln 2}{\ln s^*}} = \sqrt{1 + 2 \ln 2 \left(\frac{\sigma}{\ln \delta_1^*} \right)^2} \quad (3.153)$$

Ce résultat indique que $\frac{\delta_2^*}{\delta_1^*}$ est d'autant plus grand que $\frac{\sigma}{\delta_1^*}$ est grand. Comme la valeur de δ_1^* a été fixée à partir de la configuration à un cadavre isolé, σ nous permet bien d'ajuster δ_2^* (ou δ^* si on considère plus généralement un nombre quelconque de cadavres). Notons que

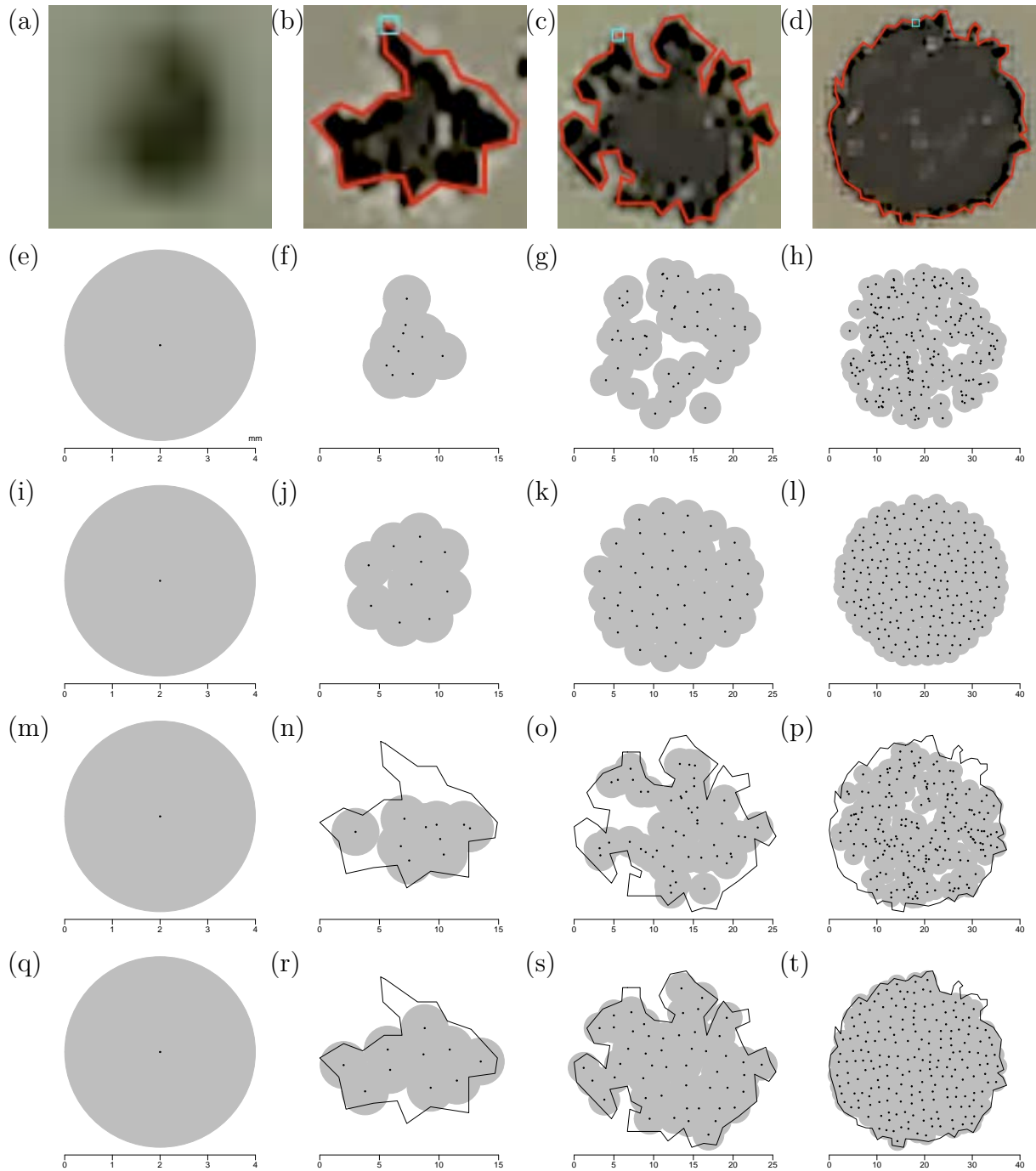


FIGURE 3.36: Validation qualitative de la méthode de reconstruction des tas de cadavres. (a-d) Photos de tas expérimentaux de respectivement 1, 10, 50 et 200 cadavres, avec le polygone représentant le contour. Les figures e-t représentent les mêmes quatre tas reconstruits avec les différentes méthodes testées, différant par le domaine \mathcal{D} sur lequel sont tirés les positions des cadavres et par la loi aléatoire sur ce domaine : (e-h) \mathcal{D} est un disque, loi aléatoire uniforme. (i-l) Même \mathcal{D} , loi aléatoire aléatoire tenant compte des effets d'exclusion stérique. (m-p) \mathcal{D} est l'intérieur du polygone expérimental représentant le contour de chaque tas, loi aléatoire uniforme. (q-t) Même \mathcal{D} , loi aléatoire aléatoire tenant compte des effets d'exclusion stérique. Les cadavres sont représentés comme des disques de rayon $R_{cadavre} = 2$ mm (cf. Sec. 3.8.1.2).

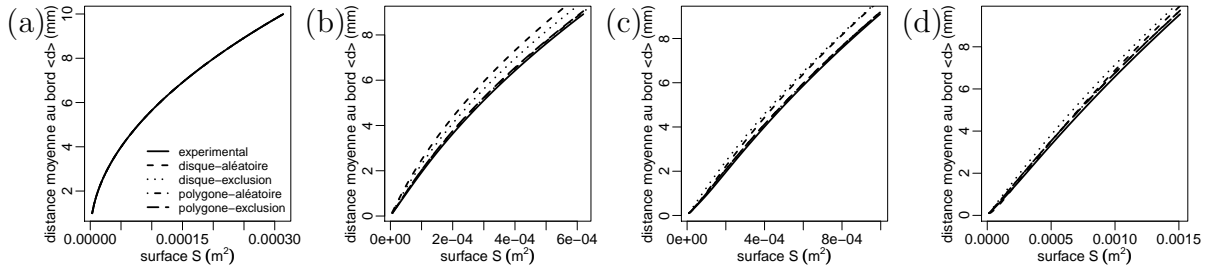


FIGURE 3.37: Validation quantitative de la méthode de reconstruction des tas de cadavres. Nous considérons l'évolution de la moyenne, pour tous les tas de même taille, de la distance au bord $\langle d \rangle (S)$ définie par la frontière extérieure de la zone Ω de superficie S (cf. Sec. 3.8.1.2). Dans chaque figure, le profil $\langle d \rangle (S)$ est affichée pour les tas expérimentaux et pour les quatre méthodes de reconstruction des tas testées (cf. Fig. 3.36). Les figures a-d correspondent respectivement aux tas de 1, 10, 50 et 200 cadavres. Dans tous les cas, le meilleur accord avec le profil expérimental est obtenu par la méthode utilisant le polygone expérimental et tenant compte des effets d'exclusion stérique (nous avons donc retenu cette méthode).

nous avons de même (toujours pour $\delta'_2 = \delta_2^*$ dans le cas particulier de deux cadavres)

$$\frac{\delta_{t,2}}{\delta_{t,1}} = \sqrt{1 + 2 \ln 2 \left(\frac{\sigma}{\ln \delta_{t,1}} \right)^2} \quad (3.154)$$

Nous ne disposons pas d'indications expérimentales concernant l'effet de la taille du tas sur δ_t (nous pouvons uniquement affirmer que $\delta_t \geq 12$ mm pour toutes les configurations étudiées), mais la valeur de σ que nous obtiendrons sera petite devant $\delta_{t,1}$ (alors que $\frac{\sigma}{\delta_1^*} \approx 1$) et l'Eq. 3.154 indique que pour de telles solutions d'inversion la taille du tas n'a quasiment pas d'effet sur δ_t ($\delta_{t,2} \approx \delta_{t,1}$). Ainsi le seuil de suivi de bord s_t s'avère équivalent à un seuil en distance au cadavre le plus proche : La distance seuil de suivi de bord est quasiment identique pour un tas de 200 cadavres et pour un cadavre isolé (alors que la distance seuil d'évitement du bord δ^* est significativement plus grande pour un tas de 200 cadavres). Ce résultat traduit une propriété de la fonction gaussienne : A cause de sa dépendance en $e^{-\delta^2}$, la gaussienne décroît d'autant plus vite que la distance δ au barycentre du cadavre est grande. Lorsque la distance est suffisamment grande, la vitesse de décroissance est telle que les poids de tous les autres cadavres sont négligeables devant ceux des cadavres les plus proches.

Nous ajustons la valeur de σ à partir des profils $P_{stat}(S)$ autour des tas de 50 et 200 cadavres (à l'aide d'une procédure de moindres carrés) en utilisant les valeur du paramètre de stratification k ainsi que des distances seuils de suivi de bord $\delta_{t,1}$ et d'évitement du bord δ_1^*

déterminées pour un cadavre isolé lors de la deuxième étape d'inversion. Les profils $P_{stat}(S)$ autour des tas de 10 cadavres seraient mieux ajustés avec un coefficient de stratification k plus faible et un écart-type σ de la gaussienne plus grand que ceux ajustant au mieux les autres tailles de tas. Comme nous savons que la reconstruction des positions des cadavres est aussi moins convaincante pour ces tas (cf. Fig. 3.36) nous décidons de ne pas utiliser ces données pour l'ajustement du modèle.

3.8.6 Bilan : Inversion et validation finale du modèle de déplacement complet pour un champ de cadavres quelconque

L'ajustement des paramètres du modèle final, que nous venons de décrire avec la deuxième et la troisième étape d'inversion, peut être dans le cas de la variante du modèle avec la condition aux limites de réflexion en $s = s^*$, résumé par les étapes suivantes :

1. Nous utilisons d'abord uniquement les données pour un cadavre isolé. Nous commençons par fixer la distance seuil de suivi de bord $\delta_{t,1}$ correspondant à cette configuration à la valeur $\delta_{t,1} = 12$ mm car dès cette distance la pente du profil $P_{stat}(\delta)$ est plus forte que prédite par une marche diffusive. Nous ajustons ensuite le paramètre d'asymétrie β de la fréquence de changement de direction pour différentes valeurs de la distance seuil d'évitement du bord δ_1^* en utilisant le profil $P_{stat}(S)$.
2. Nous considérons ensuite les tas de 50 et 200 cadavres. Nous ajustons l'écart-type σ de la gaussienne du poids de perception pour chaque distance δ_1^* (en utilisant les valeurs précédemment déterminées pour $\delta_{t,1}$ et β). Notons que la valeur de σ fixe aussi les valeurs des seuils de suivi de bord $s_t = \exp\left(-\frac{\delta_{t,1}^2}{2\sigma^2}\right)$ et d'évitement du bord $s^* = \exp\left(-\frac{\delta_1^{*2}}{2\sigma^2}\right)$.
3. Finalement, nous retenons parmi tous les jeux de paramètres obtenus (correspondant à des valeurs de δ_1^* différentes) celui menant au meilleur ajustement.

L'ajustement est appuyé sur une procédure de moindres carrés. La qualité de l'ajustement des profils expérimentaux $P_{stat}(S)$ et $\bar{\eta}_{stat}(S)$ (cf. Figs. 3.38 et 3.39), valide ce modèle. Le déplacement des fourmis *Messor Sancta* autour de tas de cadavres peut donc être modélisé à l'aide de la version de référence de référence de notre marche à fréquence de changement de direction asymétrique avec un paramètre d'asymétrie β uniforme (ce qui correspond à un coefficient de stratification k uniforme). Le lien entre P_{stat} et les longueurs moyennes de suivi de bord établi par l'Eq. 3.113 garantit aussi que ces longueurs moyennes de suivi de bord autour des différents tas, $\langle L_{bord} \rangle$, sont correctement reproduites par ce modèle (cf. Fig. 3.40).

Avec la même démarche d'ajustement nous validons aussi la variante du modèle sans réflexion mais avec une inversion de l'asymétrie de la fréquence de changement de direction $\nu(\theta)$ pour $s > s^*$ (cf. Figs. 3.41, 3.42 et 3.43). Le paramètre supplémentaire β' , qui est le paramètre d'asymétrie de la fréquence de changement de direction pour $s > s^*$, peut être ajusté à en même temps que β .

N.B. : Une caractéristique importante de notre modèle de référence est que, bien qu'il décrive le déplacement à l'échelle individuelle, son ajustement ne nécessite pas de trajectométrie : En effet, nous avons vu que tous les paramètres de ce modèle peuvent être inversés à partir du profil $P_{stat}(S)$ (ou du champ de densité de probabilité de présence $\bar{\eta}_{stat}$ correspondant). Les trajectoires détaillées ne nous ont donc servi qu'à valider une des prédictions majeures du modèle proposé, l'isotropie de la fonction de distribution stationnaire en tout point.

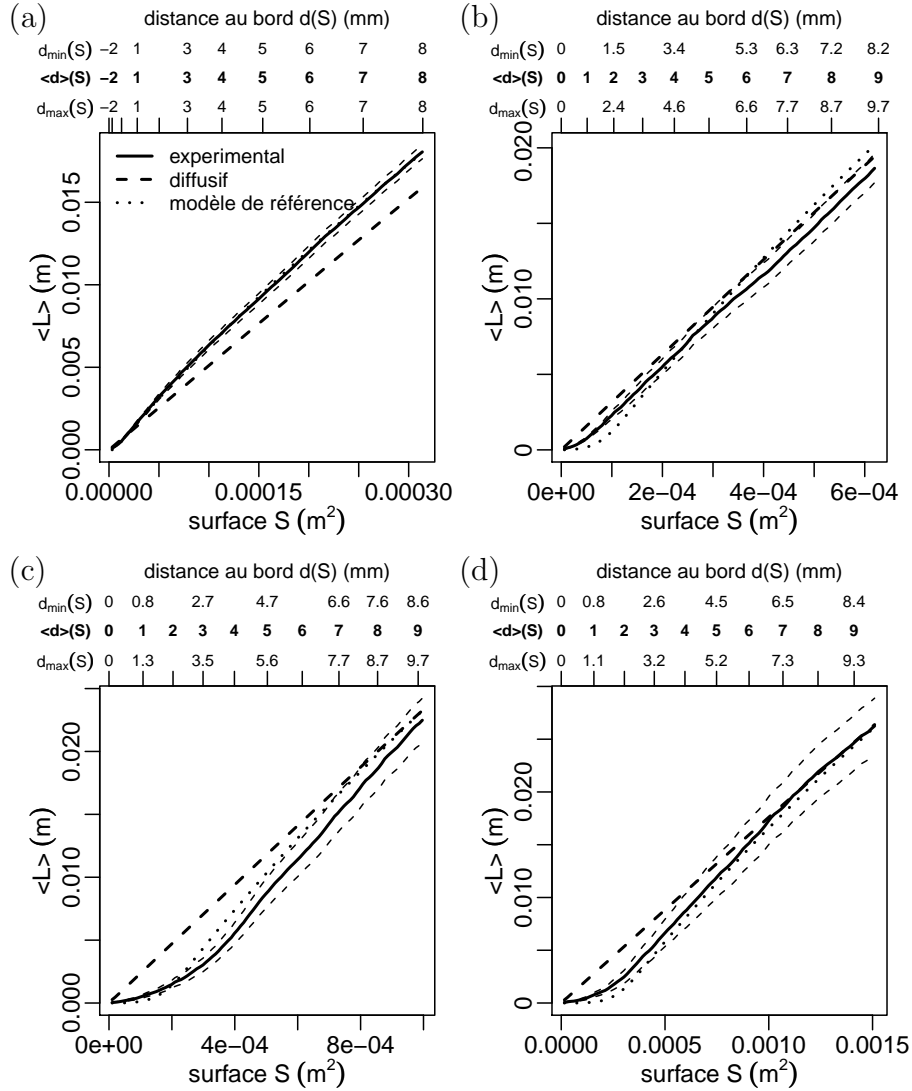


FIGURE 3.38: Inversion du modèle de déplacement complet (variante avec une condition aux limites de réflexion totale en $s = s^*$) à partir du profil $P_{stat}(S)$ à l'état stationnaire. (a) Cadavres isolés (b) Tas de 10 cadavres (c) Tas de 50 cadavres (d) Tas de 200 cadavres. Chaque figure indique les probabilités de présence $P_{stat}(S)$ (plus précisément $\langle L \rangle(S) = \frac{\Phi}{c} P_{stat}(S)$) d'une fourmi à l'état stationnaire mesurées expérimentalement, prédites par une marche diffusive et prédites par le modèle ajusté. La procédure d'ajustement (cf. Sec. 3.8.6) conduit aux valeurs des paramètres $k = 42 \text{ m}^{-1}$ (soit $\beta = 0.39$), $\sigma = 2.5 \text{ mm}$, $s_t = 10^{-5}$ et $s^* = 0.87$.

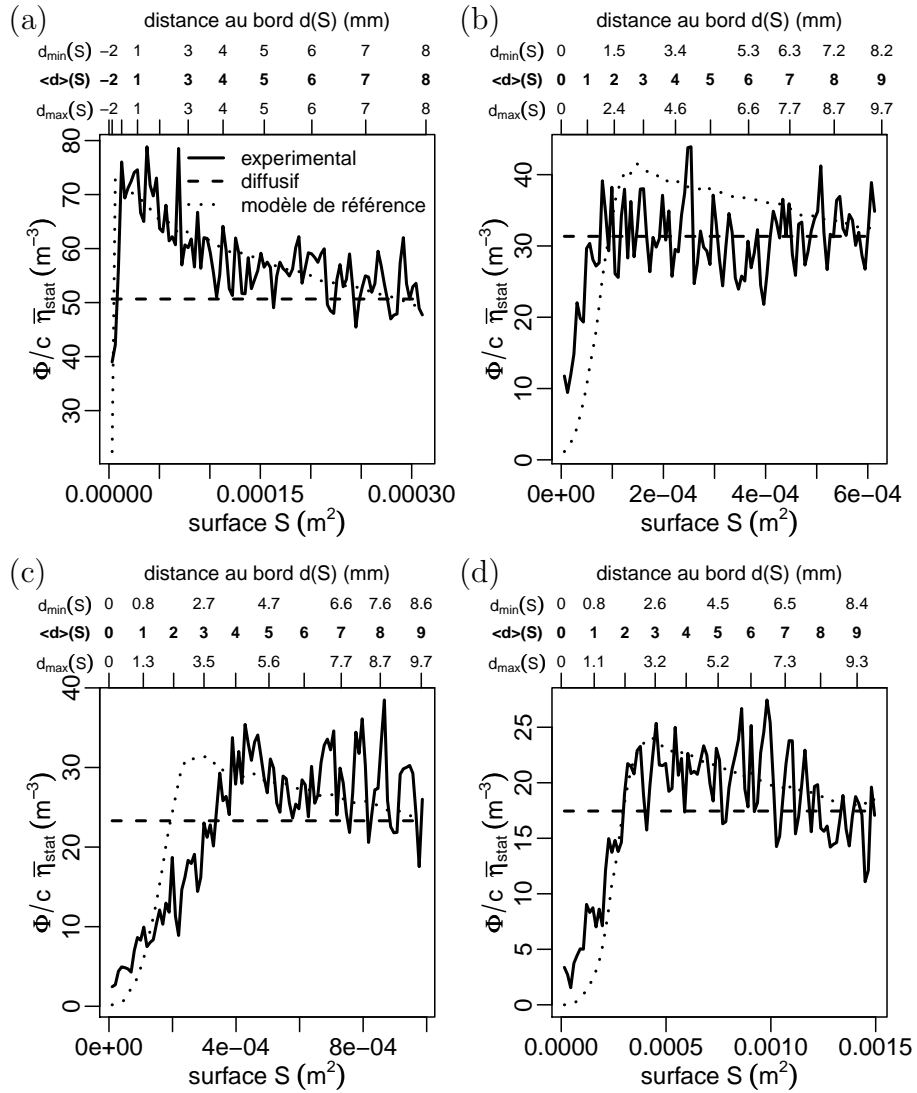


FIGURE 3.39: Densités de probabilité de présence $\bar{\eta}_{stat}(S)$ d'une fourmi à l'état stationnaire correspondant aux probabilités de présence de la Fig. 3.38 (variante avec une condition aux limites de réflexion totale en $s = s^*$). (a) Cadavres isolés (b) Tas de 10 cadavres (c) Tas de 50 cadavres (d) Tas de 200 cadavres.

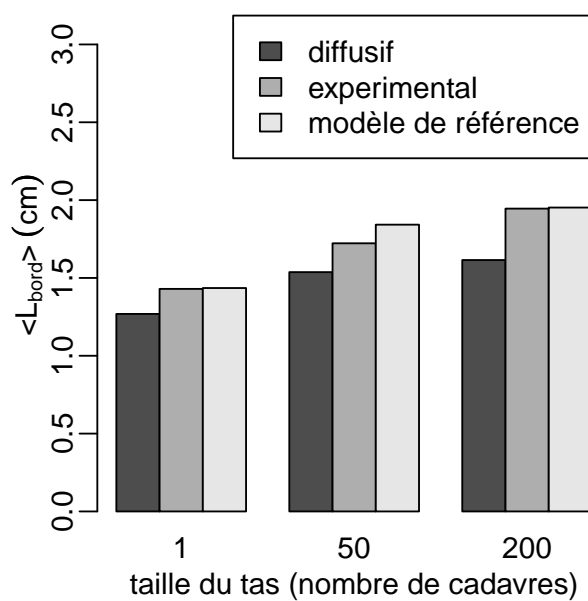


FIGURE 3.40: Longueurs moyennes de suivi de bord $\langle L_{bord} \rangle$ autour des cadavres isolés et des tas de 50 et 200 cadavres, mesurées expérimentalement, prédites par une marche diffusive (de Pearson) et prédites par le modèle ajusté (variante avec une condition aux limites de réflexion totale en $s = s^*$). Le modèle reproduit les longueurs de suivi expérimentales.

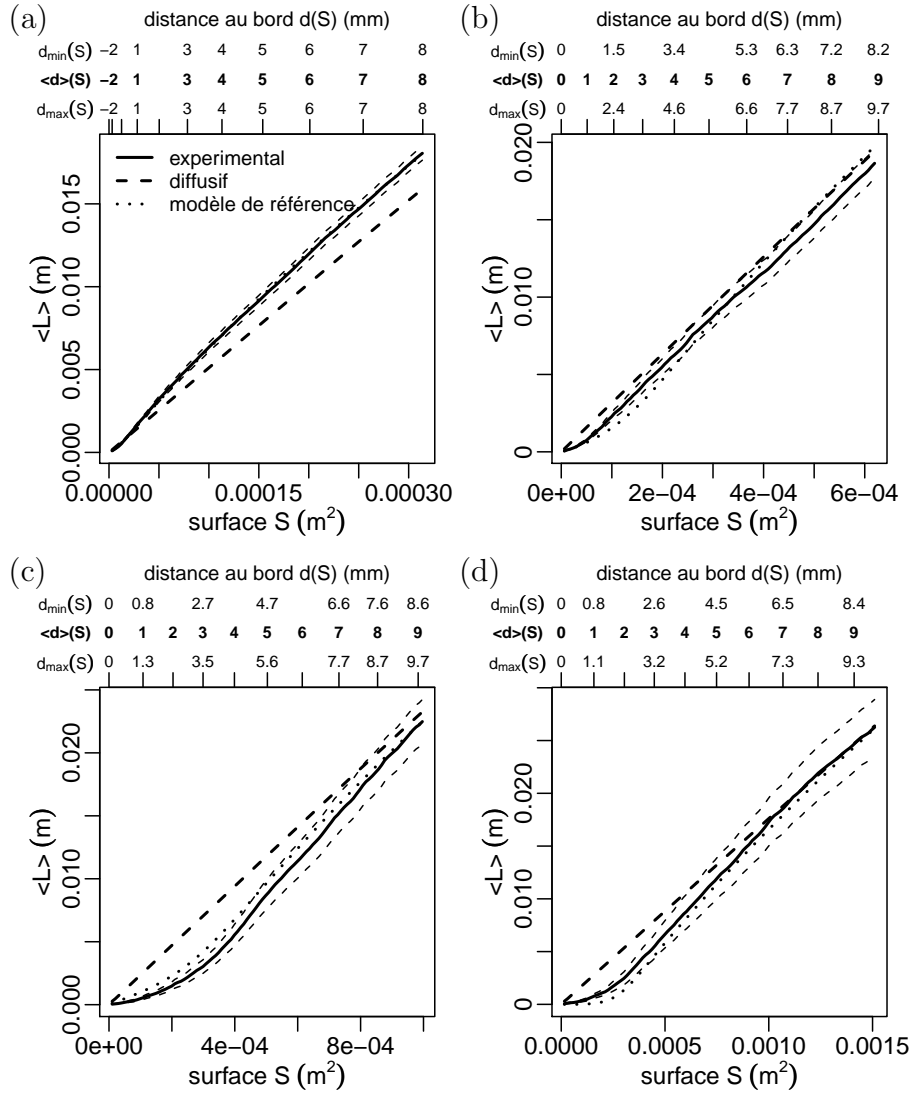


FIGURE 3.41: Inversion du modèle de déplacement complet (variante avec une inversion de l'asymétrie de la fréquence de changement de direction $\nu(\theta)$ pour $s > s^*$) à partir du profil $P_{stat}(S)$ à l'état stationnaire. (a) Cadavres isolés (b) Tas de 10 cadavres (c) Tas de 50 cadavres (d) Tas de 200 cadavres. Chaque figure indique les probabilités de présence $P_{stat}(S)$ (plus précisément $\langle L \rangle(S) = \frac{\Phi}{c} P_{stat}(S)$) d'une fourmi à l'état stationnaire mesurées expérimentalement, prédites par une marche diffusive et prédites par le modèle ajusté. La procédure d'ajustement (cf. Sec. 3.8.6) conduit aux valeurs des paramètres $k = 42 \text{ m}^{-1}$ (soit $\beta = 0.39$), $k' = 390 \text{ m}^{-1}$ (soit $\beta' = 0.72$ car nous utilisons arbitrairement $\nu^* = 3.55 \text{ s}^{-1}$), $\sigma = 3.4 \text{ mm}$, $s_t = 0.002$ et $s^* = 0.76$.

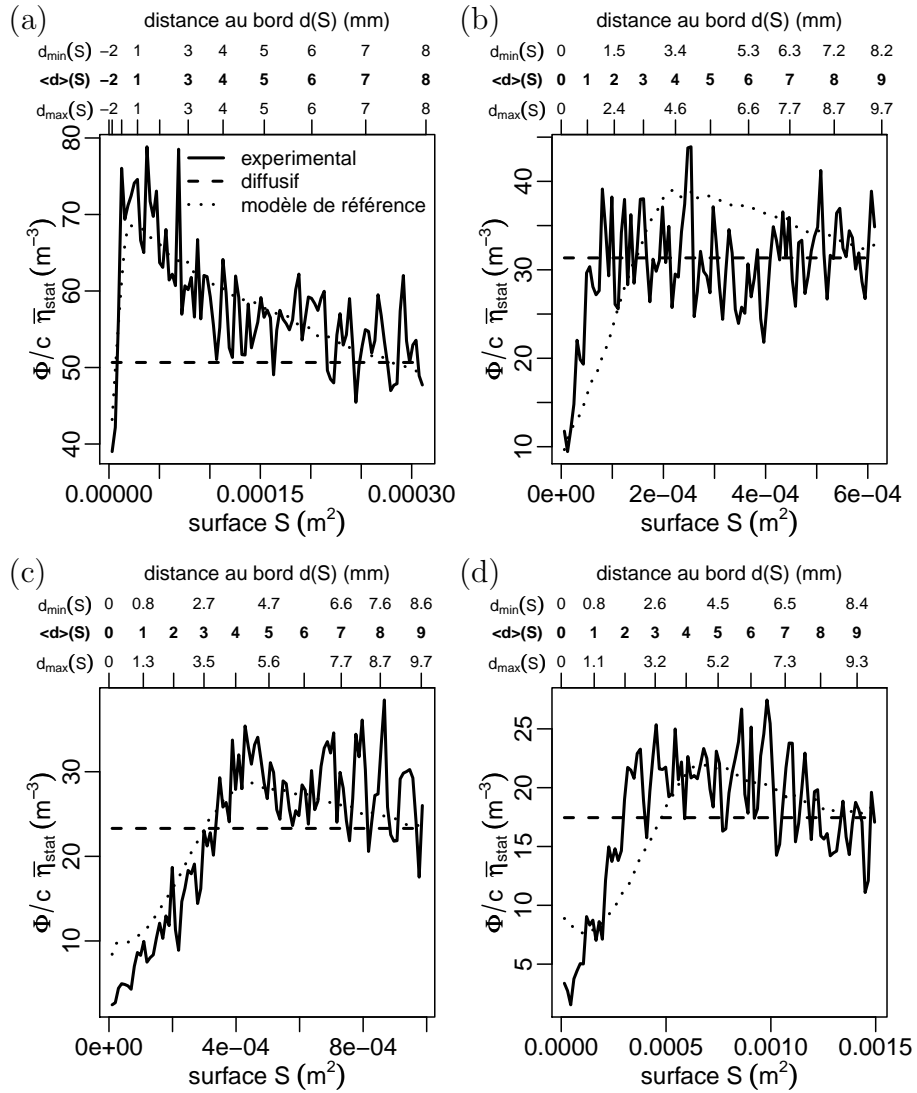


FIGURE 3.42: Densités de probabilité de présence $\bar{\eta}_{stat}(S)$ d'une fourmi à l'état stationnaire correspondant aux probabilités de présence de la Fig. 3.41 (variante avec une inversion de l'asymétrie de la fréquence de changement de direction $\nu(\theta)$ pour $s > s^*$). (a) Cadavres isolés (b) Tas de 10 cadavres (c) Tas de 50 cadavres (d) Tas de 200 cadavres.

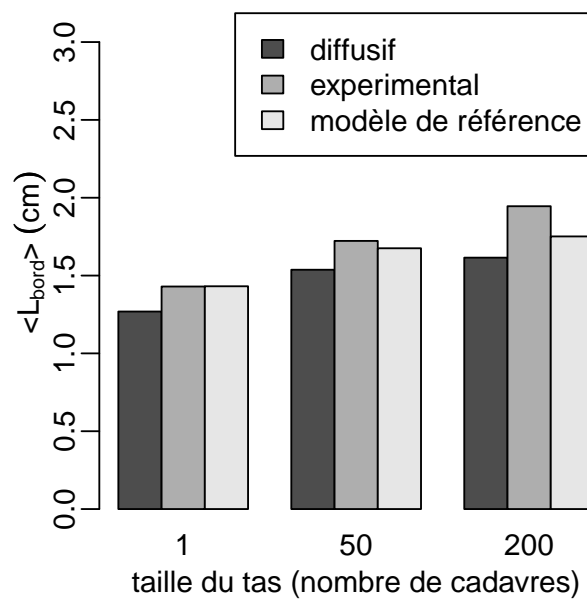


FIGURE 3.43: Longueurs moyennes de suivi de bord $\langle L_{bord} \rangle$ autour des cadavres isolés et des tas de 50 et 200 cadavres, mesurées expérimentalement, prédites par une marche diffusive (de Pearson) et prédites par le modèle ajusté (variante avec une inversion de l'asymétrie de la fréquence de changement de direction $\nu(\theta)$ pour $s > s^*$). Le modèle reproduit aussi les longueurs de suivi expérimentales.

3.8.7 Modélisation du déplacement dans la phase initiale du processus d'agrégation de cadavres

Nous avons construit notre modèle de suivi de bord en nous appuyant uniquement sur des expériences avec soit des cadavres isolés, soit des tas circulaires. Cependant nous avons été attentifs à permettre son utilisation lors de l'étude du processus d'agrégation de cadavres et l'avons donc défini pour un champ de cadavres quelconque (cf. la définition du vecteur orientation ω_n et du stimulus de bord s). Les configurations utilisées pour l'inversion du modèle ne correspondent toutefois qu'à une partie de celles rencontrées par une fourmi lors du processus d'agrégation. Elles ne sont notamment pas représentatives de la phase initiale avec son champ de cadavres très dispersés (au début les cadavres ont été distribués aléatoirement de la manière la plus uniforme possible). Or cette phase est essentielle dans le processus d'agrégation : Le caractère aléatoire du champ de cadavres et la stochasticité des comportements de dépôt et de prise conduisent à des fluctuations aléatoires de la densité spatiale de cadavres. Les petites zones où la densité de cadavres est légèrement plus grande que la moyenne, appelées "germes", sont ensuite amplifiées et prédéterminent ainsi en partie la structure finale obtenue après 24h. Il est donc important de comprendre le déplacement dans ce champ de cadavres dispersés. L'approximation de diffusion tient souvent une place de premier plan dès que l'on aborde la question de l'analyse de la morphogenèse auto-organisée résultant des comportements individuels (c'est-à-dire après la phase de construction du modèle comportemental, lorsque l'on cherche à utiliser ce modèle pour proposer une analyse du système complet). En effet, les analyses de mécanismes les plus convaincantes sont aujourd'hui communément appuyées sur des approches dans lesquelles on établit d'abord un modèle "macroscopique" rendant compte de la dynamique aux grands temps, puis on fait appel aux techniques de la physique non linéaire (notamment aux analyses linéaires de stabilité) pour comprendre comment les ingrédients du comportement individuel influencent le nombre et la dimension des structures émergentes, les conditions requises pour que la morphogenèse soit amorcée, etc. A notre connaissance, tous les travaux en ce sens concernant les phénomènes d'agrégation et de construction chez les insectes se sont appuyés sur des modèles macroscopiques appartenant à la famille des modèles réacto-diffusifs, les positions des insectes et celles des cadavres étant représentées par des champs de densité, avec comme justification l'observation que le déplacement était compatible avec l'approximation de diffusion aux grands temps.

Pour la suite du présent travail, il est donc essentiel de comprendre si une telle hypothèse (l'approximation de diffusion) peut encore être défendue avec notre modèle de marche à fréquence de changement de direction asymétrique. Dans le cas du champ de cadavres initial,

la distribution spatiale des cadavres est uniforme ce qui implique que le stimulus de bord s correspondant, d'un point de vue macroscopique, est nul. On est donc dans les conditions ($s < s_t$) pour lesquelles notre modèle de déplacement ajusté dans la section précédente prédit une marche diffusive (de Pearson). Au niveau macroscopique le déplacement dans le champ de cadavres initial peut donc être décrit par un simple modèle de diffusion. Nous montrerons par simulation de notre modèle de déplacement (avec une représentation explicite de tous les cadavres) que toutes les observables spatiales concernant le déplacement des fourmis (distribution gaussienne du déplacement net d'une fourmi, évolution temporelle linéaire du déplacement quadratique, densité de probabilité de présence uniforme, fonction de distribution isotrope, etc.) sont effectivement compatibles avec l'approximation de diffusion aux grands temps.

Ce résultat nous incite donc à considérer avec attention la possibilité d'utilisation d'une approche réacto-diffusive dès les premiers instants. Les observables spatiales que nous avons mentionnées sont cependant insuffisantes pour comprendre le rôle du déplacement dans le phénomène d'agrégation. La statistique des stimuli de bord s rencontrés par une fourmi, que nous appelons la statistique de visite, est également importante puisqu'elle détermine largement les comportements de dépôt et de prise (cf. Sec. 4.4). Dans le cas du champ initial, la statistique de visite conditionne la dynamique d'agrégation initiale en ce qui concerne le nombre, la taille et la densité des premier petits tas. Cette statistique de visite dépend des trajectoires des fourmis relativement aux positions des cadavres (notamment de la distance au cadavre le plus proche). Une zone de forte densité correspond à une accumulation de cadavres dans une petite zone de l'espace, ce qui permet de prédire la statistique de visite correspondante sans trop d'ambiguïté, à partir du seul champ de densité. De même une zone de très faible densité correspond à des cadavres isolés et la statistique de visite peut aussi être prédite sans difficulté. Ces deux cas permettent de représenter la plupart des configurations rencontrées lors du processus d'agrégation, mais pas les configurations typiques de la phase initiale. En effet on a dans le champ initial essentiellement des densités intermédiaires qui peuvent correspondre à plusieurs arrangements de cadavres très différents (il peut par exemple s'agir de quelques cadavres repartis uniformément dans l'espace ou alors de ces mêmes cadavres accolés deux par deux) et à ces arrangements différents correspondent des statistiques de visite très différentes (cf. Fig. 3.45e-f). Un modèle de dérive-diffusion utilisant uniquement un champ de densité pour représenter les cadavres du champ initial ne permet donc pas de rendre compte de la statistique de visite.

Nous montrerons par simulation numérique que la statistique de visite dans le champ initial résultant de notre modèle de référence de la marche aléatoire est très différente de

celle résultant d'une marche diffusive. La contradiction de ce résultat avec le fait que le modèle macroscopique (dérive-diffusion et densité de probabilité de présence d'un cadavre) est dans le cas du champ initial équivalent à un modèle de diffusion confirme que ce modèle macroscopique ne peut pas être utilisé pour étudier la phase initiale. Le seul champ de densité de cadavres est insuffisant pour prédire l'effet sur l'agrégation du champ de cadavres initial. Comme nous l'avons souligné, il faut également prendre en compte la distribution spatiale des cadavres à petite échelle pour définir la statistique de visite. Cette distribution peut être également décrite d'un point de vue macroscopique en utilisant les moments d'ordres supérieurs de la distribution (ce qui est l'approche mise en oeuvre en physique lorsque l'on passe d'une description mésoscopique, avec sa distribution des vitesses, à une description macroscopique où cette distribution des vitesses est résumée par ses moments : la densité, la vitesse moyenne, la température, etc.). Si l'on poursuit cette piste, il faut donc introduire un champ supplémentaire (en plus de la densité de cadavres), décrivant les caractéristiques de l'arrangement spatial des cadavres à petite échelle (un champ de "rugosité", qui devrait être fourni par un moment d'ordre 2 de la distribution spatiale, qui reste à définir complètement dans ce contexte).

Déplacement net. Nous générons, avec un code Monte Carlo, des trajectoires de fourmis dans le champ de cadavres initial. Nous utilisons la variante du modèle sans réflexion avec inversion de la fréquence de changement de direction $\nu(\theta)$ pour $s > s^*$. Le champ de cadavres est généré en tirant la position du barycentre de chaque cadavre selon une densité de probabilité uniforme sur une surface suffisamment grande à l'échelle du déplacement pour que le champ puisse être considéré comme infini (une fourmi ne peut pas atteindre la frontière de la surface pendant la durée de simulation considérée). Le nombre de cadavres du champ est fixé de façon à reproduire la densité de cadavres du champ de cadavres initial dans les expériences d'agrégation ($2.7 \cdot 10^5$ cadavres $\cdot m^{-2}$). Nous calculons pour chaque trajectoire le déplacement net $Q(t)$, c'est-à-dire la distance entre la position de la fourmi à l'instant initial $t = 0$ et sa position à un instant ultérieur t . Nous observons que, pour des temps t suffisamment grands, la distribution de Q à l'instant t , $p_Q(q, t)$, est une fonction gaussienne centrée sur le point de départ qui s'élargit progressivement et le déplacement quadratique moyen $\mathcal{M}^2(Q)$ est une fonction linéaire du temps t (cf. Fig. 3.44). Ce résultat indique que le déplacement d'une fourmi se déplaçant selon notre modèle de référence dans le champ de cadavres initial est, à la limite des temps longs, compatible avec l'approximation de diffusion (définie dans la Sec. 3.4.2.3).

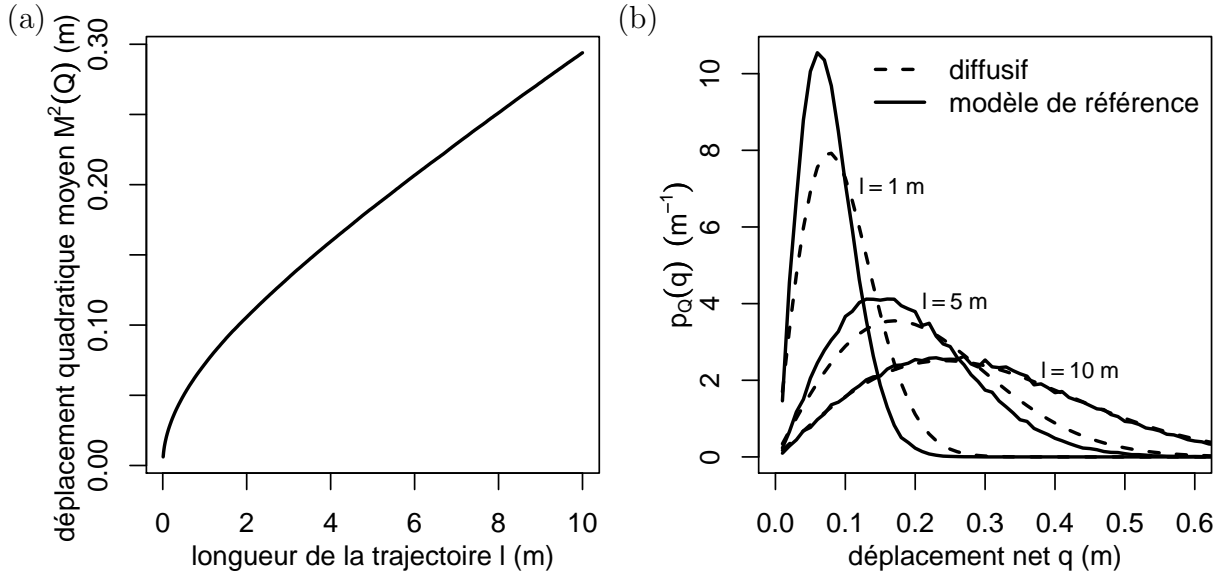


FIGURE 3.44: Vérification de l'approximation de diffusion pour notre modèle de suivi de bord (variante du modèle sans réflexion avec une inversion de l'asymétrie de la fréquence de changement de direction $\nu(\theta)$ pour $s > s^*$ ajustée dans la Sec. 3.8.6) dans un champ de cadavres de même densité que le champ de cadavres initial du processus d'agrégation étudié (une distribution aléatoire uniforme de densité surfacique $2.66 \cdot 10^4 m^{-2}$) mais dans un espace géométrique infini. Les calculs ont été réalisés avec un code Monte Carlo. (a) Déplacement quadratique moyen $M^2(Q)$. A la limite des temps longs ($l \rightarrow \infty$), $M^2(Q)$ est une fonction linéaire du temps t comme le prédit l'approximation de diffusion (Eq. 3.33). (b) Distribution du déplacement net $p_Q(q, t)$ résultant de la simulation du modèle. A la limite des temps longs, $p_Q(q, t)$ est une distribution gaussienne qui est aussi compatible avec l'approximation de diffusion (Eq. 3.32, le coefficient de diffusion D a été estimé à partir du déplacement quadratique moyen de la figure a).

Statistique de visite. Nous simulons, avec un code Monte Carlo, la statistique de visite du champ de cadavres initial, c'est-à-dire la distribution des stimuli de bords s rencontrés par une fourmi se déplaçant dans ce champ. Nous utilisons toujours la variante du modèle sans réflexion avec inversion de l'asymétrie de la fréquence de changement de direction $\nu(\theta)$ pour $s > s^*$. Avec ce modèle nous nous attendons à une statistique de visite dans le champ de cadavres décrit ci-dessus très différente de celle correspondant à un modèle diffusif. En effet, à cause de l'asymétrie de $\nu(\theta)$ dans la zone de bord ($s_t < s < s^*$), les zones où le stimulus de bord s est petit devraient être très peu visitées (η_{stat} est très faible) alors que les zones où s prend des valeurs intermédiaires et qui correspondent aux bords des “germes” (c'est-à-dire de zones où la densité est relativement forte comparé au reste du champ) devraient être plus visitées (η_{stat} est plus grande). A cause de l'inversion de l'asymétrie de $\nu(\theta)$ pour $s > s^*$, les zones où s est très grand, correspondant aux centres des “germes”, devraient aussi être moins visitées. La simulation de cette statistique de visite confirme ces prédictions même si la moindre visite des zones de très faible densité est peu visible car ces zones représentent une partie très faible du champ total (cf. Fig. 3.45a-b). L'impact de la marche sur la visite est important pour le processus d'agrégation car, comme les fréquences de dépôt et de prise définies dans le Chap. 4 dépendront de s , les taux de croissance (l'évolution de la densité de cadavres autour d'un point) seront également impactés. Les dépôts de cadavres auront plutôt lieu en périphérie qu'au centre des germes ce qui conduira à une dynamique d'agrégation différente dès la phase initiale (comparer les images du champ de cadavres pendant les premières heures du processus d'agrégation pour le modèle d'agrégation incluant le suivi de bord, Fig. 4.13, à celles pour le modèle diffusif, Fig. 4.11). La dynamique d'agrégation initiale prédétermine probablement en partie la structure finale obtenue après 24h. C'est en tout cas ce que suggère la différence que nous observerons dans le Chap. 4 entre les structures finales correspondant au modèle d'agrégation dans lequel nous utilisons le modèle de suivi de bord de base décrit dans ce chapitre (Fig. 4.12) et le modèle d'agrégation dans lequel nous utilisons une variante appelée modèle de suivi de bord “à seuil” (Fig. 4.13) : Dans ce modèle à seuil, le déplacement est identique au premier modèle pour $\|B\| > 0.8$ (ce qui est vérifié par quasiment toutes les configurations rencontrées par une fourmi autour des tas circulaires utilisés dans ce chapitre) mais il n'y a pas inversion de l'asymétrie de $\nu(\theta)$ (ce qui revient à poser $s^* \rightarrow +\infty$) pour $\|B\| < 0.8$ (de telles configurations sont typiques de la phase initiale). Cette comparaison n'autorise cependant pas de conclusion définitive sur l'effet de la phase initiale car, s'il est vrai que les configurations où $\|B\| < 0.8$ sont négligeables pour des tas circulaires, il n'est pas sûr qu'ils le soient aussi autour des tas non circulaires résultant du processus d'agrégation.

N.B. : La variante du modèle avec une réflexion totale (spéculaire ou lambertienne) sur

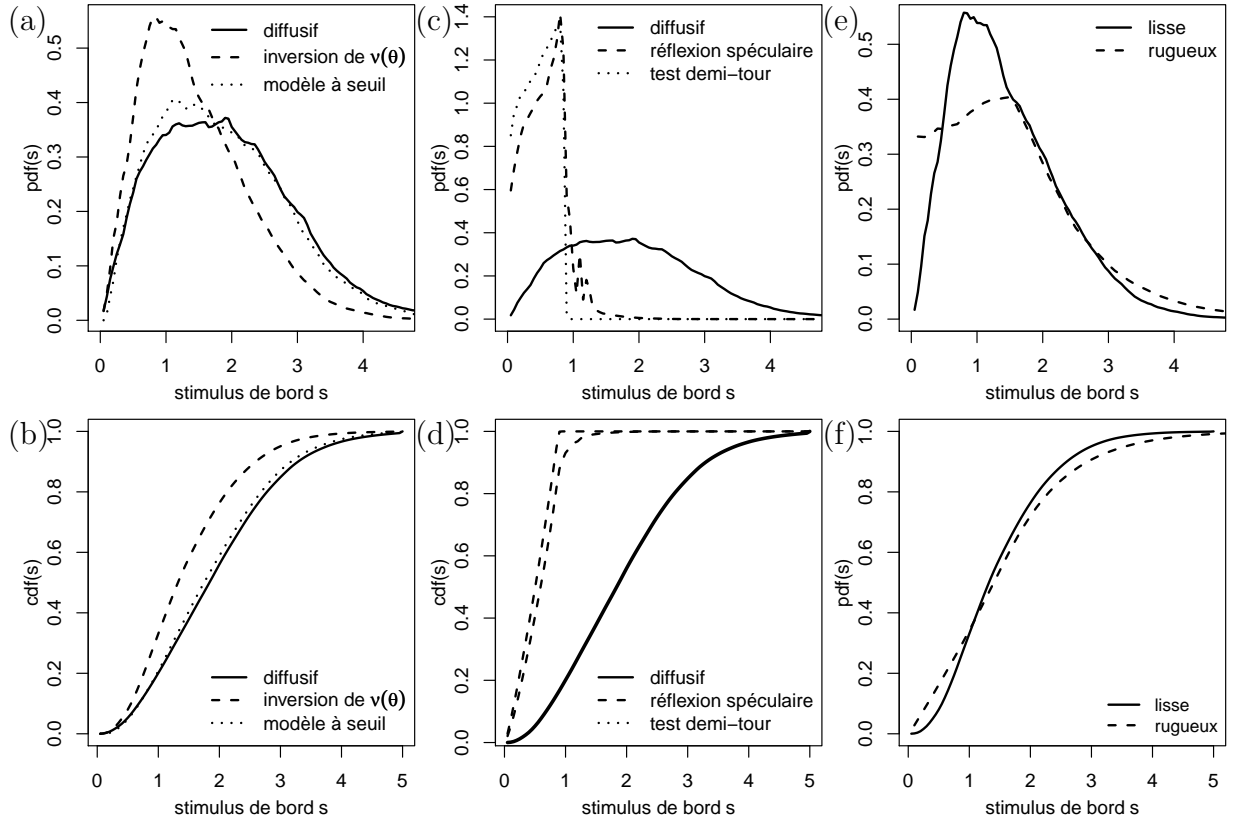


FIGURE 3.45: Statistiques de visite du champ de cadavres initial du processus d’agrégation. Les figures a, c et e indiquent les distributions $pdf(s)$ des stimuli de bords s rencontrés par une fourmi se déplaçant dans un champ de cadavres de même densité que le champ de cadavres initial du processus d’agrégation étudié (densité surfacique $2.66 \cdot 10^4 m^{-2}$) et dans un espace géométrique infini. Les figures b, d et f montrent les distributions cumulées $cdf(s)$ correspondantes. Tous les calculs ont été réalisés avec un code Monte Carlo. Sauf indication contraire, les barycentres des cadavres sont distribués selon une loi aléatoire uniforme. (a-b) Modèle diffusif (marche de Pearson), la variante de notre modèle de suivi du bord sans réflexion avec une inversion de l’asymétrie de la fréquence de changement de direction $\nu(\theta)$ pour $s > s^*$ ajustée dans la Sec. 3.8.6 et le modèle de suivi de bord “à seuil”, qui est identique à ce modèle de base pour $\|B\| > 0.8$ mais dans lequel il n’y a pas inversion de l’asymétrie de $\nu(\theta)$ pour $\|B\| < 0.8$. Avec notre modèle de base, les zones où s est grand sont plus visitées qu’avec le modèle diffusif alors que les zones où s est petit le sont moins. Le modèle à seuil conduit à une statistique de visite quasiment identique au modèle diffusif. (c-d) Variante du modèle avec une réflexion totale et spéculaire sur la ligne iso-stimulus $s = s^*$ (ici $s^* = 0.87$) et test avec une réflexion de 180° (demi-tour). De façon surprenante il y a des fourmis dans les zones où $s > s^*$ avec la réflexion spéculaire totale. Comme attendu, on a une absence totale de fourmis dans ces zones dans le cas du demi-tour. (e-f) Le modèle de suivi de bord de base dans deux champs de cadavres de “rugosités” différentes. La configuration “lisse” correspond à la distribution aléatoire uniforme de tous les cadavres (comme dans le champ de cadavres initial du processus d’agrégation). La configuration “rugueuse” correspond à une distribution aléatoire uniforme de la moitié des cadavres en plaçant deux cadavres à chaque position tirée. Ces deux configurations conduisent à des statistiques de visite différentes (les très petites et très grandes valeurs de s sont plus fréquentes pour la configuration “rugueuse”).

la ligne iso-stimulus $s = s^*$ devrait logiquement conduire à l'absence totale de fourmis pour $s > s^*$ mais les simulations montrent que ce n'est pas le cas (cf. Fig. 3.45c-d). La raison est que nous avons défini l'angle de réflexion non pas par rapport à la normale à la ligne iso-stimulus (dont le calcul numérique serait lourd) mais par rapport au vecteur orientation ω_n , en utilisant le fait que ces deux directions sont égales pour toutes les configurations où la distribution des cadavres peut être décrite par un champ de densité de probabilité de présence de second ordre (cf. Sec. 3.8.5.1). Comme le champ de cadavres initial ne fait pas partie de ces configurations, les deux directions sont différentes et il en résulte que quelques trajectoires traversent la ligne iso-stimulus. Pour confirmer cette explication, nous avons aussi simulé la statistique de visite pour une réflexion de 180° (demi-tour) qui ne fait pas intervenir le vecteur orientation ω_n . Comme attendu nous avons dans ce cas une densité de probabilité de présence η_{stat} à l'état stationnaire nulle pour les zones où $s > s^*$. A cause de ce comportement inattendu de la variante avec réflexion spéculaire dans le champ de cadavres initial, nous utiliserons à partir de maintenant (et notamment dans le Chap. 4) uniquement la variante sans réflexion avec inversion de la fréquence de changement de direction $\nu(\theta)$ pour $s > s^*$.

N.B.2 : Nous avons montré dans cette section qu'une approche macroscopique utilisant l'équation de dérive-diffusion pour représenter le déplacement des fourmis, avec comme observables les seuls champ de densité de probabilité de présence d'une fourmi et le champ de densité de cadavres, ne permet pas d'étudier la phase initiale du processus d'agrégation de cadavres. Elle pourrait toutefois être utilisable une fois qu'il y a des tas de cadavres clairement établis auquel cas le vecteur orientation macroscopique ω_n n'est plus nul et on se retrouve dans des configurations proches des bords droits et circulaires étudiés plus tôt dans ce chapitre.

3.8.8 Degrés de liberté du modèle de suivi de bord dans le contexte de l'agrégation de cadavres

Nous avons constaté à plusieurs endroits de l'inversion de notre modèle de suivi de bord que des parties de ce modèle sont sous-déterminées par les données expérimentales disponibles pour leur validation. Il s'agit donc de "degrés de liberté" du modèle pour lesquels nous avons fait des choix de modélisation en nous appuyant le plus possible sur des connaissances issues de recherches comportementales (cf. Chap. 2). Par exemple, nos données expérimentales nous ont uniquement permis de dire que la distance seuil de suivi de bord δ_t ne peut pas être plus petite que 12 mm. Comme nous savons par ailleurs que les fourmis *Messor*

Sancta sont quasiment aveugles, il est peu probable que r_t soit beaucoup plus élevé ce qui a justifié notre choix de poser $\delta_t = 12$ mm (cf. Sec. 3.8.4). Dans le Chap. 4 nous utiliserons notre modèle de suivi de bord pour étudier le processus d'agrégation de cadavres. Une sous-détermination majeure du modèle, qui jouera un rôle important dans la modélisation du processus d'agrégation, vient du fait que les configurations de cadavres utilisées pour l'inversion ne représentent pas tous les types de configurations rencontrées par une fourmi dans le processus d'agrégation. En effet dans les expériences utilisées pour l'inversion la fourmi se déplace soit autour d'un cadavre isolé soit autour d'un tas circulaire. Dans ces configurations, proches des structures observées dans les dernières heures d'agrégation, les cadavres sont quasiment toujours tous situés d'un seul côté de la fourmi. Mais dans la phase initiale du processus d'agrégation, la fourmi rencontre essentiellement des configurations très différentes : Elle se déplace dans un champ de cadavres très dispersé et perçoit donc des cadavres de tous les côtés. Une situation typique de la phase initiale est celle d'une fourmi qui se situe entre deux cadavres isolés et se déplace vers l'un des deux. Le déplacement d'une fourmi dans ce type de configuration n'a pas été étudié expérimentalement et la prédiction de notre modèle de suivi de bord inversé dans les sections précédentes peut donc être discutée. Ce modèle prédit notamment qu'à une certaine distance du cadavre, que nous avons appelé la distance seuil d'évitement du bord δ^* , l'asymétrie de la fréquence de changement de direction $\nu(\theta)$ de la fourmi s'inverse. δ^* correspond à la distance à laquelle le stimulus de bord s dépasse le seuil d'évitement du bord s^* . Comme s a été défini comme une somme de contributions de tous les cadavres dans le voisinage de la fourmi (le poids de chaque cadavre dépendant de sa distance à la fourmi), la présence du deuxième cadavre derrière la fourmi a pour effet que la fourmi s'approche moins du premier cadavre que s'il y avait uniquement le premier cadavre devant la fourmi (car le seuil s^* est atteint à une distance δ^* plus grande). Mais on peut imaginer d'autres modèles qui prédiraient des déplacements différents dans cette configuration typique de la phase initiale, tout en restant compatibles avec les données expérimentales que nous avons utilisées pour l'inversion. Par exemple, une idée peut être d'introduire dans le modèle une grandeur mesurant l'asymétrie de la distribution angulaire des cadavres autour de la fourmi. Nous choisissons ici d'utiliser la norme du vecteur de bord $\|\mathbf{B}\|$ (qui peut prendre des valeurs entre 0 et 1, elle vaut 1 lorsque tous les cadavres sont situés dans la même direction par rapport à la fourmi et 0 lorsque la distribution des cadavres est parfaitement symétrique, cf. Sec. 3.8.5.1). Autour des tas circulaires ou des cadavres isolés des expériences d'inversion, on a quasiment toujours $0.8 < \|\mathbf{B}\| < 1$ mais dans l'exemple typique de la phase initiale, la présence du deuxième cadavre situé derrière la fourmi a pour effet de diminuer la valeur de $\|\mathbf{B}\|$ (on a souvent $\|\mathbf{B}\| < 0.8$). $\|\mathbf{B}\|$ peut être interprétée comme la "qualité" du bord perçu. Il y a plusieurs possibilités pour l'utilisation

de $\|\mathbf{B}\|$ dans notre modèle de suivi de bord : Une première possibilité consiste à modifier la définition du stimulus de bord s , en posant $s(\mathbf{x}) = \|\mathbf{B}\| \sum_{i=1}^n p_i(\|\mathbf{x}_i - \mathbf{x}\|)$ (alors qu'on avait dans le modèle de base $s(\mathbf{x}) = \sum_{i=1}^n p_i(\|\mathbf{x}_i - \mathbf{x}\|)$). Cette modification ne change quasiment pas les valeurs de s autour des tas circulaires mais les diminue significativement dans la phase initiale. Ainsi la distance seuil d'évitement du bord δ^* est plus petite dans la phase initiale et la fourmi s'approche donc plus des cadavres. Une deuxième possibilité est d'introduire un seuil de $\|\mathbf{B}\|$ en dessous duquel il n'y a pas inversion de l'asymétrie. En choisissant un seuil de 0.8, le comportement du modèle dans les configurations correspondant aux expériences d'inversion est inchangé mais ce modèle prédit un déplacement radicalement différent dans la phase initiale. Ce déplacement conduit à une statistique de visite différente et donc à une dynamique d'agrégation différente (il conduit notamment à des tas plus denses). Nous avons pour cette raison déjà introduit ce modèle "à seuil" dans la Sec. 3.8.7 et l'utiliserons aussi dans le Chap. 4. Pour valider l'effet ou non de $\|\mathbf{B}\|$ (ou d'un autre indicateur de l'asymétrie du champ de cadavre dans le voisinage de la fourmi), il faudrait réaliser des expériences supplémentaires balayant tout le domaine de $\|\mathbf{B}\|$ rencontré lors de l'agrégation. On pourrait par exemple construire une "grille" de cadavres régulièrement espacés et étudier l'effet de l'espacement entre deux cadavres adjacents sur la longueur moyenne de résidence dans une zone géométrique particulière.

Chapitre 4

Le processus d'agrégation de cadavres

4.1 Introduction

Dans ce dernier chapitre, nous nous appuyons sur le travail de modélisation du déplacement des fourmis dans le contexte de l'agrégation présenté dans le chapitre précédent pour proposer un modèle de ce processus d'agrégation qui tient compte de l'interaction entre le déplacement des fourmis et les structure construites. Nous étudions également le couplage de ce processus d'agrégation avec un courant d'air de faible vitesse. Le début du chapitre est constitué par un article que nous avons écrit à l'occasion d'un workshop international réunissant des biologistes, physiciens, ingénieurs et architectes autour de questions concernant la construction de nids chez les insectes sociaux et des possibilités d'utiliser ces nids comme des sources d'inspiration pour l'architecture humaine (ce workshop, intitulé "From insect nests to human architecture" s'est tenu à Venise en septembre 2009, c'est-à-dire très tôt dans cette thèse). La première partie de cet article remplit la fonction d'introduction bibliographique. Elle décrit l'état de l'art concernant les phénomènes d'agrégation et de construction chez les insectes sociaux. Elle présente en détail quelques travaux importants qui ont été rapportés récemment dans la littérature : la construction de nids chez les guêpes *Polistes*, la construction de la chambre royale chez les termites *Macrotermes*, la construction d'un nid élémentaire chez les fourmis *Leptothorax albigipennis* et l'agrégation de cadavres chez les fourmis *Messor Sancta* en configuration mono-dimensionnelle le long des murs d'une arène circulaire (l'exemple que nous avons utilisé dans l'article méthodologique du Chap. 2).

Dans la deuxième partie de cet article nous tentons une première modélisation du phénomène d'agrégation en configuration bi-dimensionnelle. Nous utilisons pour cela un mo-

dèle envisagé pendant la phase de recherche ayant précédée la proposition du modèle de la marche à fréquence de changement de direction asymétrique (cf. Sec. 3.3). Nous pensions à ce moment-là que le phénomène de suivi de bord était lié à des actes d'alignement des fourmis avec le bord. Ce modèle de déplacement correspondait donc à une tropotaxie d'alignement (une fourmi près d'un bord a tendance à s'aligner avec ce bord à chaque fois qu'elle change de direction). Pour valider ce modèle "exploratoire" nous ne disposions pas encore de toutes les données expérimentales utilisées dans le Chap. 3 concernant le déplacement à proximité des tas. Il a été abandonné par la suite, notamment car ces données expérimentales détaillées sur la distribution angulaire ont infirmé l'idée d'une direction de déplacement privilégiée.

Dans tout le reste du chapitre nous reprenons l'étude de l'agrégation en utilisant le modèle de déplacement de référence du Chap. 3 (c'est-à-dire la marche à fréquence de changement de direction asymétrique avec une distribution angulaire en $\cos(\theta)$). Cette deuxième partie du chapitre est organisée de la façon suivante : Nous présentons d'abord l'étude expérimentale du processus d'agrégation (Sec. 4.3). Nous modélisons ensuite les comportements de dépôt et de prise à partir des observations expérimentales (Sec. 4.4) et validons le modèle d'agrégation obtenu en simulant les dynamiques d'agrégation (Sec. 4.5). Nous analysons l'effet du suivi de bord sur les dynamiques d'agrégation et montrons notamment, comme pressentie à la fin du chapitre précédent, qu'il joue un rôle de premier plan dès la phase initiale. Enfin, nous modélisons l'effet, observé expérimentalement, d'un courant d'air de faible vitesse sur les dynamiques d'agrégation (Sec. 4.6).

4.2 Article

Workshop

From Insect nests to human architecture - Building pillars or walls? Investigating the coordinating power of air currents

Christian Jost¹, Sebastian Weitz², Guy Theraulaz¹, Richard Fournier², Stéphane Blanco²

¹ Centre de Recherches sur la Cognition Animale, Université de Toulouse, 118, route de Narbonne, 31062 Toulouse cedex 9, France

² Laboratoire Plasma et Conversion d'Energie, Université de Toulouse, 118, route de Narbonne, 31063 Toulouse cedex 9, France

jost@cict.fr, weitz@laplace.univ-tlse.fr, theraula@cict.fr

Abstract. Social insect architectures provide the colony with a protected space where the microclimate (temperature, humidity) is adapted to the colony's needs while ensuring a sufficient gas exchange to renew the inside air. Research based on self-organization principles suggests that these internal factors interact with the animal behavior in order to coordinate the nest construction activity and let emerge adapted architectural features. Here we explore the interaction between object clustering and low speed air-currents in the corpse clustering paradigm of the ant *Messor sanctus*. Corpse picking up and dropping behavior is already known to be modulated by air currents. We use extensive numerical simulation schemes to show that this modulation, combined with airflow modulation by the emergent structures, can explain quantitatively how these air currents lead to elongated clusters. A critical element in these simulations is that ant displacement is also modulated by the emerging structures. The significance of these findings for the construction in ant and termite mounds are discussed.

Keywords: object clustering, construction, environmental template, morphogenesis, air currents

1 Introduction

Social insect nests are often highly complex with many chambers for diverse purposes (brood rearing, food storage, reproduction) and with galleries and tunnels forming a transportation and aeration network between these chambers and with the outside world [24, 32, 33, 34]. There is no architect that coordinates the building of these nests; they emerge from the individual actions of thousands or millions of workers that act on local information only and according to their individual life history. Only few studies have addressed the mechanisms that help coordinate this construction

work despite the interesting features that characterize them: decentralized control, robustness with respect to local failures or errors, quick response to changing environmental conditions.

Construction of a nest or a home is first of all the coordinated assemblage of some construction material or particles. The study of simple clustering phenomena in nature can therefore be a rich source of information and inspiration to understand the often more complex and intricate nest construction phenomena. Such clustering phenomena are for example the temporary caches in army ant raids [21] or on leaf-cutter ant foraging trails [15], the formation of waste heaps or middens in or around ant nests [13], or the assemblage of eggs or larvae at suitable sites inside the nest [26]. The latter example is particularly interesting because it shows that ants can aggregate their brood at places without air currents: clustering behavior must in some way be modulated by these air currents. In this paper we will concentrate on the phenomenon of corpse clustering by the harvester ant *Messor sanctus* in order to understand just how this interaction works and what are its consequences on the emergent forms.

In nature, dead ants are usually evacuated from the nest and assembled outside with other waste and useless objects [16]. If one disperses dead ants in some experimental arena and lets the living ants access this arena, they will start to “clean up” the space, that is assemble the corpses in regular dense piles. Furthermore, if this process takes place in the presence of low speed air flows (1-3 cm/s) the emerging piles become elongated, reminiscent of the walls built by some termite species in order to ventilate their nest. The corpse clustering process can be minutely observed and analyzed in order to understand the underlying behavioral mechanisms of this emerging regularity without any central coordinator that “tells” the ants what they should do.

In this paper we will first review some examples we can find in the literature where the underlying mechanisms for nest construction have been fully or partly understood in order to get an idea of the range of behavioral mechanisms available for such a task and the general characteristics of these coordinating mechanisms. We will then focus on the corpse clustering paradigm in harvester ants and review what is known about this system and which aspects are still badly understood. This will lead us to the central topic of this paper, how an environmental template modulates the clustering behavior and how the emerging form in turn modulates this template.

2 Behavioral ingredients of nest construction and clustering phenomena

The general methodology to study the mechanisms of some collective phenomenon is to start with minute observations of the individual behavior that might be involved in some way or another with the observed phenomenon. Some simple phenomena can then be directly explained by qualitative reasoning, but most often the extrapolation of the individual behaviors to the observed phenomenon involves non-linear relations that render such qualitative predictions either difficult or ambiguous with several possible outcomes. In the next step one therefore selects the most promising behavioral acts and builds a quantitative model with the parameters directly estimated

from the observed behaviors. This model can be an individual based model or agent based model (see review in chapter Gautrais & Khuong), but other modeling frameworks such as differential equations combined with the mathematical tools to parameterize them properly from individual observations are also often helpful [31]. This quantitative model is then used to predict the model's outcome quantitatively (either by computer simulations or mathematical analysis) in order to confront the predictions with the observed phenomenon. If predictions and observations are coherent one may assume having found the most pertinent involved behaviors (and implicitly the most relevant mechanisms), otherwise one has to go back to the selection of behavioral acts and look for the missing ingredient.

This quantitative linking of individual behaviors with collective outcomes is a first validation step of the underlying mechanisms, but one can go further by using the developed model in order to predict outcomes of new experimental situations that can then be tested experimentally. Step by step one therefore increases his confidence in having indeed found the relevant mechanisms underlying some collective phenomenon. Naturally, this represents a lot of work that requires competences from several disciplines (biology, physics, mathematics, informatics). Add to this that construction behavior often takes days, weeks or even years and we no longer wonder why the examples discussed below have only undergone part of this validation process. But they are the best we have.

2.1 Some examples of social insect nest building with known mechanisms

2.1.1. Wasp nest construction

The first example has already been described in the chapter of Theraulaz, we will therefore only quickly recall its main characteristics. Nests of *Polistes* wasps consist of one or several layers or combs of hexagonal cells that serve for brood rearing. One can consider a hexagonal cell as a building unit without worrying about just how a hexagonal cell itself is built. Many authors have studied how new cells are added as a function of the existing structure, work taken up in [28, 29] in order to explore nest forms based on what they called "qualitative stigmergy", adding discrete cells one by one to the nest as a function of the presently built structures. Take as an example the building of a one-layer comb. The site where a new cell is added to this existing comb depends on the number of walls of the new hexagonal cell that are already present: the more walls already exist, the more likely a new cell is added. This simple rule can explain the radial symmetry of the combs, especially when the addition of new cells is modeled probabilistically, with the probability being modulated by the number of existing walls. [28, 29] extended their modeling to construction in 3D space, and their morphospace exploration showed that all wasp nest architectures found in nature can be explained by such qualitative stigmergy rules ([4], ch. 19).

2.1.2 Royal chamber construction in termites

In the previous example experimental observation was facilitated by the fact that the relevant construction unit, a hexagonal cell, is easily observable and quantifiable. However, many social insect nests are built from some amorphous original material such as clay or sand and the emergent structure does not have the geometrical regularity of the wasp's hexagonal combs. The most famous examples of such constructions are termite nests in tropical and subtropical regions all around the globe [22]. In particular the construction of the royal chamber in the African genus *Macrotermes* has attracted more detailed research on the underlying construction mechanisms (reviewed in [4], ch. 18). The physogastric queen of this termite species is 10-50 times larger than the termite workers and is hidden inside a well protected royal chamber deep inside the termite mound where she lays hundreds or thousands of eggs each day. If this royal chamber is destroyed by accident or other causes the workers immediately start to rebuild it, exactly following the contours of the queen. The most extensive study of this phenomenon is due to Bruinsma [3]. In a series of ingenious experiments he showed that three different pheromones take part in this construction process: a short lived cement pheromone that can lead to quick emergence of pillars (positive feedback effect), a longer lived trail pheromone that helps recruit workers to where they are needed, and a queen pheromone that diffuses away from her and forms a template for the future royal chamber (construction activity is maximal at some precise pheromone concentration, while at higher concentrations one rather observes picking up of soil pellets or even deconstruction). Construction first consists of several pillars (with cement pheromone) that are built around the queen. These pillars then become arcs and the empty space between them is filled rapidly (template effect). When Bruinsma let the termites build the royal chamber under the influence of a low speed air current (≈ 1 cm/s), with the queen placed with its longitudinal axis parallel to the wind direction, he observed that the first soil pellet deposits occurred significantly closer to the queen.

Bruinsma himself never built any quantitative model from his observations, they were actually sufficient in a qualitative sense in order to explain royal chamber construction. But other researchers took up his publication and built quantitative models in order to study the effect of the ongoing termite traffic ([20], see chapter Gautrais & Khuong) or air currents [2, 28, 29] on the final emerging structure. See [4] (ch. 18) for a summary. While these models gave further insights into the mechanisms potentially at work in termite mound construction, there was never a thorough quantitative comparison between model predictions and the emerging structures. Many postulated mechanisms might therefore still be considered to be speculative.

2.1.3 Nest construction in flatland: the case of *Leptothorax albipennis*

The best understood nest construction is probably the one of *Leptothorax albipennis*, a small ant (2-3 mm long) whose colony has a single queen surrounded by a couple of hundred workers. For nest building they search small horizontal crevices (e.g. below stones or, in the laboratory, between two glass plates) that are 2-3 cm wide and 1-2 mm high. Brood and larvae are aggregated in the center of this crevice (this aggregation is always the first activity when founding a new nest site), forming a circular template. If the crevice is wider than required to host the colony the ants build

(after brood aggregation) a C-shaped wall of soil particles at a fixed distance around it. See [4] (ch. 17) for an extensive discussion of this system.

This simple nest has several characteristics: a) its surface is proportional to colony size, b) there is a single small entrance to the nest, c) if several nest sites are available ants make a consensus decision for a single site. What are the behavioral mechanisms underlying this nest construction? In a long series of experiments *Franks* and coworkers (see references in [4], ch. 17) proposed a combination of two mechanisms. First, the aggregated brood and larvae form a template, and soil pellet picking up and dropping are respectively minimum and maximum at a fixed distance from the outer border of this template. Wall construction happens through material brought back from some soil pellet source and dropped when either colliding with the brood template or with already dropped soil. If soil pellets are too close to the template workers pick them up and transport them outwards, dropping them finally either spontaneously or pushing them into the forming wall of soil pellets. This mechanism alone already forms a nest wall adapted to colony size, but how does the entrance emerge? Here the second mechanism enters the scene: picking up and dropping probability are modulated through local soil density; they respectively decrease and increase with this density. This amplification leads to "hot spots" of wall construction activity, and the nest entrance simply forms as a by-product of this amplification.

The implementation of these behaviors in a simulation model with parameters estimated directly from the experimental observations showed that these two mechanisms are sufficient and necessary to explain the nest characteristics of *L. albipennis*. In particular nest adaptation to a changing population size depends on their respective importance. If the template effect were too strong the ants would constantly modify the nest size at the expense of other vital activities (caring for brood or searching for food). If, on the contrary, the amplification is too strong, the first construction "hot spots" emerge at many distances from the brood template, leading to long and erratic walls. These simulations also showed that neither trail nor cement pheromones are necessary for nest building though other experimental results indicate that such pheromones exist in *L. albipennis*.

2.1.4 The essential building blocks of nest construction behavior

The examples reviewed above hint at the existence of some common coordinating mechanisms of construction behavior. The two basic behaviors, picking up or dropping construction material, are modulated both through template effects (queen pheromone in *Macrotermes subhyalinus*, brood aggregate in *Leptothorax albipennis*, comb border in paper wasps) and through positive feedbacks triggered by dynamically changing local cues such as construction material or its surrogates (cement pheromone in *M. subhyalinus*, soil pellets in *L. albipennis*, the number of existing cell walls in *Polistes* wasps). The balance between these two mechanisms, templates and positive feedbacks, can lead to regular nest shapes that are adapted to colony size even if the latter changes. The vanishing effect of volatile pheromones can add additional flexibility, e.g. in the form of pheromone trails that help recruit many workers to some important site (observed in *Macrotermes* Royal chamber construction) or through modulating the amplification effect of construction material as a function of its age (see chapter Gautrais & Khuong).

2.2 Corpse clustering in *Messor sanctus*

Lets now come back to the simpler phenomenon of corpse clustering in the harvester ant *Messor sanctus* [11]. Exploring ants that enter an arena cluttered regularly with corpses of their conspecifics will start to do some sort of "cleaning up", that is assemble the corpses in a few but rather regularly spaced piles (Fig 1). This behavior facilitates ant displacement and also serves colony hygiene by reducing contacts between living ants and potentially germ bearing corpses. In our context we are rather interested in the emerging regularity of the spatial pattern. Such regularity is essential in many morphogenetic processes in living matter, in particular during ontogeny. Disentangling the underlying mechanisms in corpse clustering can therefore provide clues to understand other life processes.

2.2.1 Clustering in 1-dimensional space

Theraulaz *et al* [31] used the ants' natural tendency to follow borders (also called thigmotactism) in order to constrain clustering to a 1-dimensional space. If a fixed number of corpses are initially distributed uniformly along the border of a circular arena (where exploring ants access freely from below through a hole in the arena center) then the transporting ants will preferentially walk along the border, actually constraining clustering to the border area (Fig 1). Experiments were recorded on video camera in order to monitor the temporal evolution of the number of piles and the distances between them. On the individual level they found that ants walk in a typical 1D random walk along the wall (that is they have a constant rate to make a U-turn, walking at approximately constant speed along the border with the aggregated corpses) and that the rates to pick up or to drop a corpse are modulated by the corpse density within their perception radius (≈ 0.5 cm): the former decreases and the latter increases with local density, causing a positive feedback. Displacement and corpse manipulation were directly parameterized from these behavioral observations in order to build a theoretical model of corpse clustering (employing methods from statistical mechanics permitted to build equivalent individual based or mean field models, but only the latter found its way into the final publication). The model not only correctly predicted the observed temporal dynamics of the number of piles and the distances between them for different corpse densities and arena sizes, it also predicted that below a certain corpse density aggregation should not occur (randomly forming initial piles are disaggregated before other transporting ants can add corpses on them), which indeed was the case when these experiments were done. Corpse clustering in 1D is therefore one of the first biological systems that underwent the whole methodological validation procedure presented in the beginning of this section.

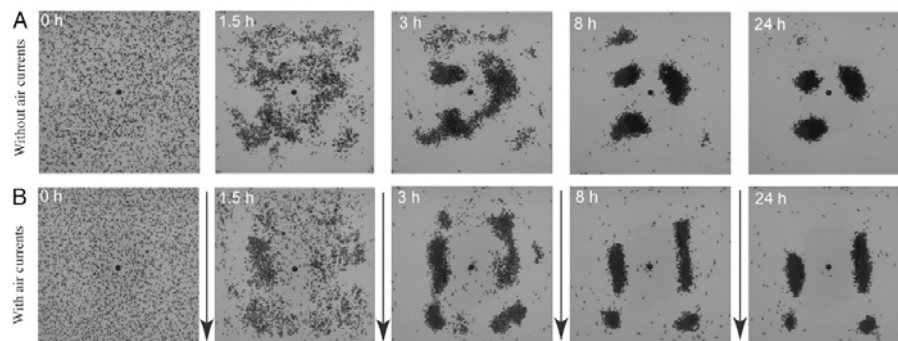


Fig. 1. Corpse clustering without (A) and with (B) low speed air-currents (1-3 cm/s). The arrows indicate the wind direction. From [17].

2.2.2 The effect of air currents on the emerging corpse piles

In a next step the authors wanted to explore the effect of small convective air currents on this clustering process. Such air currents frequently occur in social insect nests through convective airflows caused by metabolic heat [33] or specially designed tunnel systems and mound forms that "capture" ambient winds [18]. They are suspected to play a coordinating role in nest construction in order to achieve the necessary microclimate inside the nest [1], and the corpse clustering paradigm can give some ideas how this happens on the behavioral level. The experimental creation of controlled airflows required to observe clustering in 2-dimensional space (Fig 1). The air currents of 1-3 cm/s lead to an elongation of the corpse piles (a first stage to build walls) by about a factor 2, and the pile centers moved very slowly (1-2 cm/day) in direction of the air current. This air current was far too weak to move the corpses directly, so the question arises how this pattern emerges.

3 Corpse clustering in 2D space – a simple extension of the 1D case?

Air currents occur in a 2-dimensional space; we therefore have to adapt the 1D model described above to this case, in a first step without air currents. Ant displacement in 2D space can still be modeled as a standard (correlated) random walk [8]. Corpse picking up and dropping rates are also modulated by local corpse density [8, 17]. Both behaviors can be parameterized from experimental observations, just as in [31]. But when everything was assembled in a quantitative model the emerging corpse piles were much too small compared to the observed ones [36]. There was something essential happening between corpse clustering in 1D or in 2D.

3.1 Thigmotactism: is it the missing ingredient?

The problem was actually linked to the assumption that ants diffuse (random walks) in the arena. In the experimental validation of this hypothesis ants were tested in a homogeneous 2D space where they could walk around freely. But when looking at ant displacement in an arena with corpse piles this displacement was no longer diffusive [9], the corpse piles change the ants' walking behavior. Just as ants have the tendency to walk along arena borders (thigmotactism) they also tend to follow the emerging borders of aggregated corpses.

Studying in detail thigmotactic behaviour of *M. sanctus* with fixed borders Casellas et al [6] confirmed the result from Theraulaz et al [31] that ants do a 1D random walk along borders - as long as they follow the border. But non-transporting ants have also some constant rate to leave this border and explore other areas. This leaving rate is modulated by border curvature (the inverse of the circle radius describing the border), the higher the curvature the higher the leaving rate. Ant displacement in a 2D arena with 1D borders can successfully be modeled with these three ingredients: 2D random walk far from the borders, 1D random walk along the borders, and a border leaving rate that depends on the curvature. Such borders also emerge during the corpse clustering process; but how does the ant detect them, and how does the ant modulate its displacement with respect to corpse piles? A modified random walk model and a methodology to parameterize it from experimental observations are required.

3.2 A thigmotactic random-walk model

We will now look in detail at an individual-based model describing a modified random walk in a 2-dimensionnal space with corpse clusters. The main idea of the classical random walk model is that the ants have an anisotropic diffusive movement, which is characterized by a constant and uniform individual speed v , a mean free path λ , as well as a phase function describing the turning behavior.

In order to take into account the thigmotactic behavior we have to add the following features to the model:

- The ant must perceive the border and its direction when it approaches it. To describe this we have to introduce a “border direction” θ_b and a “thigmotactic intensity” I . These components are influenced only by local information, that is by the position of corpses in the ants' neighborhood.
- The ant must adapt its direction to the border direction, and follow it for a sufficient distance. The phase function and the mean free path λ are therefore modulated by the thigmotactic intensity.
- The higher the curvature of the convex border, the lower should be the border following distance. The strength of this effect can be regulated by the length of the mean free path: since the ant only moves straight ahead while on a free path, a longer mean free path will lead to much longer border following distances around straight or weakly curved piles compared to strongly curved ones.

3.1.1 Perception of a pile border

The perception area of ants is difficult to measure experimentally. *Messor sanctus* is nearly blind, so the area will not be much greater than the area covered by its antennae. Fourcassié et al [12] measured the distance at which trajectories of moving ants were influenced by each other and found a value of 5 mm. We therefore assume that *Messor sanctus* perceives the corpses in a disc with a radius of $R_p = 5$ mm.

We first define the border vector U_b for a given ant at a given point in time as the sum of all unit vectors perpendicular to the axis ant-corpse (for all corpses within the ant's perception area). The border direction θ_b is the direction of this vector or its opposite, depending on which one is closer to the ant's moving direction.

The thigmotactic intensity I is a quantity between 0 and 1, defined on the basis of the norm of the border vector:

$$I = \frac{\|U_b\|}{k_I + \|U_b\|} \quad (1)$$

However, in the present situation, the calibration will lead to a k_I that tends to 0. In other words, I becomes a binary quantity that equals 0 in the absence of any corpse, and always 1 if at least one corpse is perceived.

3.1.2 Modulation of phase function and mean free path

This thigmotactic information is now used to define the parameters of the random walk model in a way that produces a tendency to follow borders.

The phase function, which indicates the probability $p(\theta/\theta')$ that an ant moving in the direction θ' will turn to the direction θ , is represented as the weighted sum of a diffusive forward-oriented phase function p_{homo} (symmetric and elliptic) and a Dirac in the border direction D_{θ_b} . The weighting factor k_b is proportional to the “thigmotactic intensity”:

$$p = (I - k_b) p_{homo} + k_b D_{\theta_b} \text{ and } k_b = k_{phasis} I \quad (2)$$

For information, the elliptic phase function is defined in the following way:

$$p_{homo}(\theta/\theta') = \frac{K}{1 + e \cos(\theta - \theta')} \text{ with } K = \frac{\sqrt{1 - e^2}}{2\pi} \text{ and } e = \frac{-2g}{g^2 + 1} \quad (3)$$

where e is the excentricity of the ellipse, and g the anisotropy coefficient or mean cosine of the phase function (a standard parameter in diffusion models).

The mean free path is the mean length of the straight segments in a diffusive trajectory (these lengths follow a decreasing exponential distribution, which means that an ant which has walked straight ahead for a long time has the same probability of turning during the next mm as an ant which has just turned). In order to follow the border of a corpse pile more accurately its value must decrease when the ant approaches it:

$$\lambda = \lambda_{free} - (\lambda_{min} - \lambda_{free}) I \quad (4)$$

where λ_{free} is the measured mean free path in free space (without corpses), and λ_{min} the minimal mean free path, reached for high thigmotactic intensities.

Note that arena border following [6] is not yet integrated into this model: The ants simply “rebound” on the walls.

3.1.3 Calibration of the parameter values

The mean free path of diffusion $\lambda_{free} = 7.1$ mm as well as the anisotropy coefficient $g = 0.53$ have been measured previously [8].

The thigmotactic behavior of the ant *Messor sanctus* has been quantified in experiments where the ants were confronted with corpse piles assembled artificially. Two different circular pile sizes have been used: piles with 200 corpses (diameter ca. 2.2 cm, [5]) and with 2000 corpses (11.9 cm, [7])

Two kinds of indicators have been measured: the mean border following distance, defined as the mean distance maintained by the ants in a 2 cm wide zone around the pile, as well as the probability of leaving a 1 cm wide zone around the pile towards the pile's interior (pile entering probability). For both indicators, only ants entering the zone from the outside (not from the pile) were considered. For the pile entering probability, neither trajectories shorter than 0.375 s, nor trajectories where the ant passes too close to other ants (distance between centroids lower than 1.25 cm), were counted, because these are difficult to determine with the automatic tracking tool.

The same indicators have been simulated with a Monte Carlo algorithm ($5 \cdot 10^3$ trajectories). This permits us to calibrate the thigmotactic parameters with a weighted least squares method. The optimized values are $k_{phasis} = 0.99$ and $\lambda_{min} = 2$ mm. The mean difference between numerical and experimental values is 30%. The accordance for the pile with 2000 corpses is quite good. For the pile with 200 corpses, however, the simulated pile entering probability doesn't decrease enough.

4 The interplay between the clustering process and a surrounding airflow

Given this model of ant displacement with thigmotactism we can explore now the effect of small convective air currents on the clustering process (see Fig 1). A preliminary analysis had shown that the airflow does not modify the ant's displacement; we will therefore concentrate on the interaction between local corpse density, wind speed and clustering behaviors.

4.1 The effect of air currents on the clustering behaviors

As in corpse clustering in 1D [31], corpse picking up and dropping rates are modulated by local corpse density [8]. They are also modulated by wind speed [17]: picking-up probability increases with wind speed, while dropping probability decreases with wind speed. The positive feedback is therefore strongest in areas of low wind speed, which by itself already provides a mechanistic explanation of the brood clustering pattern observed by [26]. But this also hints at an explanation for the emerging pattern change described above. Fig 2(C,D) shows that picking-up and dropping probabilities are not homogeneous around the corpse pile: positive feedback

is strongest on the leeward side of the pile and on the side facing the air current, weakest on the sides of the pile. The emerging piles will therefore alter the air currents, which in turn modulates the clustering behaviors. Can this modulation explain pile elongation and displacement? A quantitative model will answer this question.

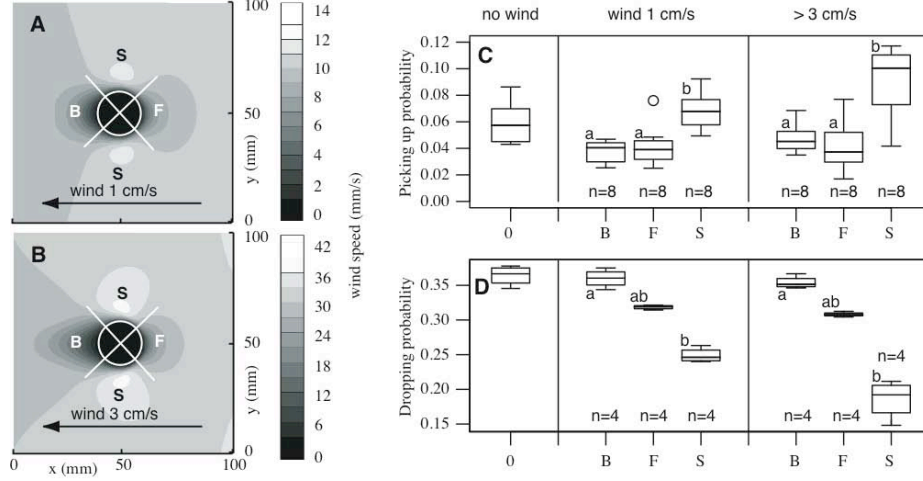


Fig. 2. The modulation of a laminar airflow of 1 cm/s (A) and 3 cm/s (B) by a corpse pile with 2 cm diameter, measured at ant antenna height. Experimentally observed corpse picking-up (C) and dropping (D) probabilities in the four zones around the corpse piles (F: facing the wind; B: leeward or behind the pile; S: on the sides of the pile). From [17].

4.2 A quantitative model of corpse clustering with air currents

In some homogeneous space, the distance walked between picking up a corpse and dropping it follows a decreasing exponential distribution (the same behavior as for the diffusive free paths). These events are therefore represented by two extinction coefficients (which are the inverse of the mean free paths), called the dropping coefficient k_d and the picking up coefficient k_p . An extinction coefficient indicates the rate at which an event occurs.

At a given time and point in the arena, both coefficients depend on the perceived number of corpses N_p (in a disc with a radius $R_p = 5$ mm) and on the local air velocity v_{air} at the sensitive height (determined by ant antenna lengths, ca. 3 mm). Since it seems rather unlikely that an ant can distinguish a high number of corpses, N_p saturates:

$$N_p = N / (N + N_{p,sat}) \quad (5)$$

4.2.1 Calibration

Using the extinction coefficients, we can express the probabilities that an ant, passing by a corpse pile on trajectory L , picks up (P_p) or drops (P_d) a corpse:

$$P_p = 1 - e^{\int_L -k_p dl} \text{ and } P_d = 1 - e^{\int_L -k_d dl}. \quad (6)$$

The extinction coefficients are calibrated using a weighted least squares method, which minimizes the differences between, on the one hand, the mean picking up and dropping probabilities on corpse piles simulated with a Monte Carlo algorithm (time step ≈ 0.071 s corresponding to an ant displacement of 1 mm), and, on the other hand, the experimentally observed probabilities and standard errors in [17] (see their Fig. 2). For each point in the simulated picking-up and dropping curves, 10^6 and $5 \cdot 10^5$ trajectories, respectively, have been simulated and lead to a standard error $\sigma < 1\%$. The mean differences between numerical and experimental picking up and dropping probabilities are respectively 12% and 5%. The model obtained in this way is:

$$k_p = \beta N_p^\gamma \cdot (1 + \epsilon_p v_{air}) \text{ and } k_d = (k_{d,0} + \alpha N_p) \cdot (1 + \epsilon_d v_{air}) \quad (7)$$

The fitted values of the parameters are $\alpha = 20 \text{ m}^{-1}$, $N_{p,sat} = 15$, $\beta = 9.5 \text{ m}^{-1}$, $\gamma = 0.3$, $\epsilon_p = +25 \text{ s} \cdot \text{m}^{-1}$ and $\epsilon_d = -25 \text{ s} \cdot \text{m}^{-1}$. Thus the coefficient for the effect of the air current is of equal but opposite value for the dropping and the picking up behavior: The higher the air speed, the fewer drops and the more pick-ups occur (compare to Fig 3). The spontaneous dropping probability (without corpses within the perception area of the ant), $k_{d,0} = 0.496 \text{ m}^{-1}$, has been determined experimentally at 23°C [5].

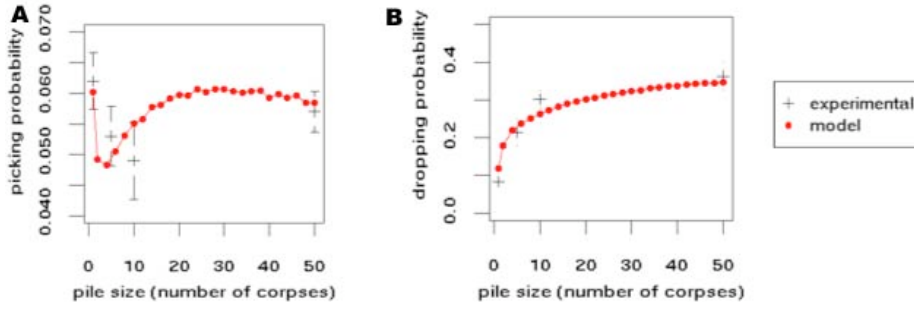


Fig. 3. Calibration of the probabilities that an ant will pick up or drop a corpse versus corpse pile size (probability \pm s.e) in an experimental arena without air currents. The optimized parameter values are $\alpha = 20 \text{ m}^{-1}$, $N_{p,sat} = 15$, $\beta = 9.5 \text{ m}^{-1}$ and $\gamma = 0.3$.

4.3 The simulation of the air flow

The emerging clusters change continuously; the three-dimensional airflow around them must therefore be simulated simultaneously with the ant model.

4.3.1 Situation to be simulated and boundary conditions

The experimental arena is a thermo-controlled parallelepipedic chamber of size $35 \times 35 \times 30$ cm (length, width, height). A temperature difference between two opposite plates induces a natural convection airflow which is laminar at the scale of the arena (experimental arena Rayleigh number $Ra_H = 38 \cdot 10^6$, much lower than the critical Rayleigh number $Ra_{Hc} = 10^9$) and near-critical around the corpse piles (for more

details on the experimental arena and conditions see Fig 1 in [17]). In the major part of the arena, the air flow in the boundary layer can be approximated by a Couette flow with an air speed at ant antenna height (ca. 3.5 mm) of ca. $1 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$. Therefore all the borders of the simulation domain except the bottom are considered as open boundaries. At these boundaries, the imposed velocities are bottom-parallel and proportional to the height above the bottom. The corpse piles, dynamic obstacles that perturb the airflow, are considered in the simulation as “walls” on which the fluid particle distributions rebound without slipping (standard bounce-back scheme).

Note that the height of the piles is artificially limited to 6 mm for the air current simulation in order to take a height of 12 mm for the domain. Higher values have not been observed experimentally and are very rare in the simulation.

4.3.2 The lattice Boltzmann algorithm

An important criterion in the choice of the most accurate method for simulating the air currents in the arena has been its capability of dealing with the complex geometries of the corpse piles. Moreover, in the future, the method should be adaptable to the even more complex nest structures of ants or termites. Since this type of airflow is difficult to simulate by standard computational fluid dynamics (CFD) tools, specific tools based on the lattice Boltzmann method (LBM) have been developed for simulating fluid flows in porous media [23].

Unlike the commonly used fluid mechanics codes based on the macroscopic Navier-Stokes equations, the lattice Boltzmann code is inspired by the underlying mesoscopic Boltzmann transport equation [10]. This continuum equation describes the spatio-temporal evolution of the distribution of the air molecules for each molecular velocity. The lattice Boltzmann algorithm is a cellular automaton that implements a discrete but structurally similar equation. We have used the D3Q15 discretization of the velocity space, which relies on 15 velocity vectors judiciously chosen in the three-dimensional space in order to enhance computation accuracy and efficiency. The main advantage that has motivated our choice of this method in the present situation is the easy implementation of the “wall” boundary conditions around the corpse piles.

4.3.3 Chosen airflow simulation parameters

The chosen lattice constant is 1 mm. This value is imposed by the spatial resolution desired and the necessity of a low Knudsen number. Thus the experimental arena is represented by a parallelepiped of 350 by 350 nodes in the horizontal plane with a height of 12 nodes. The time step of the airflow simulation is fixed by the necessity of a low Mach number and therefore depends on the maximal speed of the airflow (at the top of the domain). The value used in our simulation is $2.9\cdot 10^{-3} \text{ s}$. The spatio-temporal dynamics of the airflow depends on that of the building structure. Thus its characteristic time-scale is several times greater than that of the ants’ movement. We therefore recalculate the air current only every five minutes.

5 Emerging patterns on the collective level and comparison to the experimental observations

5.1 Simulation of the model and statistical analysis

The calibrated ant model is introduced into the Monte Carlo algorithm that simulates the corpse aggregation process. The temporal evolution of the number of piles in the arena, the total size of piles, the size of the largest pile, the average displacement of the pile centroids with respect to the airflow direction as well as the dynamics of the pile form are evaluated statistically.

The simulation is carried out for an initially uniform random corpse density of 26612m^{-2} and an ant density of 980m^{-2} , with the same time step as in the calibration of the ant model (ca. $7.1 \cdot 10^{-2}\text{s}$). 9 simulation runs covering 24 hours each and leading to a total final number of 70 piles are performed without air currents (as well as 13 runs and 84 piles with an air speed of $1\text{cm}\cdot\text{s}^{-1}$).

The results are exported every 5 minutes as data files, which are used for image generation and statistical analysis. The calculation methodology in the statistical analysis is quite similar to the one in [17]. This permits us to compare the simulation with the experimental results. However, the minimal pile size is fixed at 30 corpses (versus ca. 5 for the experiments) and the maximal distance between two pixels to be recognized as belonging to the same pile is somewhat larger than for the experiments (2 versus 0.7mm). When computing the pile displacement and the form, the maximal allowed displacement of a pile centroid is 7mm in 5 minutes (versus 7mm in 30 minutes for the experiments).

5.2 Results of the simulations

Spatio-temporal dynamics

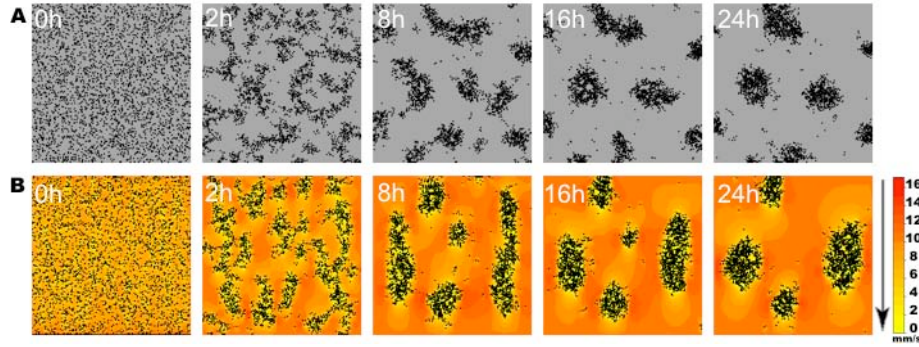


Fig. 4. Spatio-temporal patterns of the simulated clustering process for a 35x35 cm arena and 120 ants with the model parameters calibrated at 25°C: A) without air flow and B) with an approx. air flow speed of 1 cm·s⁻¹. Black dots are ant corpses. The color of an area indicates the local air speed at the sensitive height (3.5mm), and the black arrow the air flow direction.

The spatial patterns observed during the aggregation process (Fig 4) are very similar to the experimental observations (Fig 1). The ants aggregate the initially isolated corpses to piles. When there are no more isolated corpses in the arena, they transport corpses from smaller to larger piles. The former disappear and the latter become still larger and more compact. The more advanced the process, the slower the evolution becomes.

Evolution of the number of piles and pile sizes

As in the experiments, the number of piles grows rapidly in the first two hours, reaches a peak of 25 piles and then decreases. After 24 hours there are on average 7.8 ± 0.4 (mean \pm s.e.) piles (versus 8 ± 1 in the experiments). With air currents, the decrease is more important (6.5 ± 0.4 and 6 ± 0.5 in the simulations and the experiments, respectively). The evolution of the largest pile confirms this: it starts growing quickly and levels out at $4000 \pm 300 \text{ mm}^2$ after ca. 12 hours without air currents (versus $2500 \pm 1000 \text{ mm}^2$ and $3500 \pm 500 \text{ mm}^2$ after 5-10 hours in the experiments). So, when there is an air current, there are less but larger piles in both the experiments and the simulations. This can be explained by the higher selectivity of the dropping and picking up behavior. For example, the already higher dropping probability on bigger piles is even more increased on their front- and backsides because of the lower air speeds prevailing there.

The total surface of piles increases also during the first hours. It reaches a peak at $17000 \pm 100 \text{ mm}^2$ after 5 hours, indicating that all corpses have been aggregated into piles. Then, as the ants are compacting the piles, it slightly decreases to 13000 after 24 hours without air currents (14000 with air currents). These values, however, are much higher than observed experimentally ($9000 \pm 100 \text{ mm}^2$ with and without air currents).

Pile displacement and dynamics of pile form

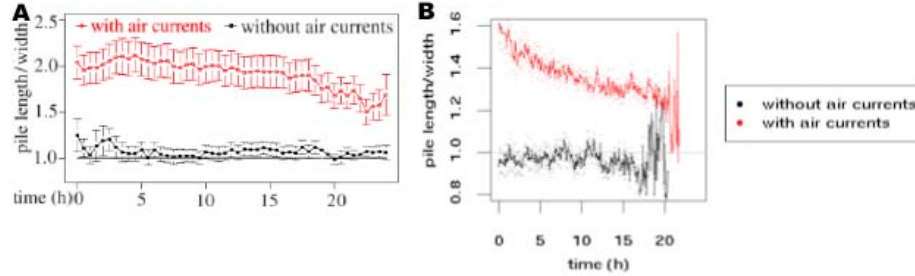


Fig. 5. Dynamics of the pile form: length (in the air flow direction) over width (perpendicular to the flow direction) ratio (mean \pm s.e.). A) $n=9$ and 14 experiments, as well as B) $n=9$ and 14 simulations, without and with air flow, respectively.

The air current causes the ants to displace the corpse pile centroids in the flow direction. Nevertheless, the movement is less important than in the experiments (6.8 ± 1.4 mm in 15 hours in simulations, ca. 15 ± 5 mm experimentally). The zone of low air speed is larger on the lee-side of the piles than on the side facing the airflow (see Fig 2). This entrains more pick-ups on the former and more drops on the latter, thus displacing the piles' centroids.

The presence of an air flow leads to piles that are elongated in the direction of the air flow: the average length over width ratio is about 1.6 ± 0.08 at the piles' "birth time", then it decreases (it reaches ca. 1.2 after 24 hours, see Fig 5). This is similar to the experimental observations where the length over width ratio decreases from 2 to 1.5. The piles change the airflow around them, slowing it down in front and in back of each pile, and accelerating it on the lateral sides (see Fig 2). Since the ants tend to pick up more corpses in the zones of higher air speed, and to drop them when they are exposed to lower air speeds, they globally transport corpses from the lateral sides to the front- and backsides. In this way the piles become elongated in the airflow direction. This mechanism is counterbalanced by the lengthening of the lateral sides of the piles (as a direct consequence of their elongation). This leads to more drops of corpses at the lateral sides, so that the length over width factor levels out at a value depending on the air speed.

6 Discussion and perspectives

The quantitative modeling and simulation work in the present paper has shown that two mechanisms can together explain the observed elongation and displacement of corpse piles under the influence of a low speed air current. First, the emerging heterogeneous environment with progressing clustering modulates ant displacement. The standard correlated random walks that can be observed in a homogeneous environment become influenced by the emerging pile borders, and ants have a tendency to follow these borders (thigmotaxis). Second, the positive feedback underlying the clustering phenomenon (picking up corpses at low densities and

depositing them at high densities) is modulated by wind speed. The stronger the air current, the weaker becomes this positive feedback. This mechanism enters the scene as soon as the emerging corpse piles start to modulate the wind speeds. Positive feedback is strongest on the leeward side, intermediate on the side facing the wind and lowest on the sides parallel to the wind direction (Fig 2). It is this complex interaction between environmental conditions, animal behavior and emerging structures that can explain the observed clustering dynamics rather accurately (pile size, form and displacement). Since elongated piles can be seen as a first stage towards wall building, this simple mechanism based on a complex interaction might also be at work in the construction of a ventilation system in *Macrotermes* termite mounds [19]. This represents an alternative to the construction pheromone based mechanism proposed in [2], where the positive feedback is modulated by a volatile pheromone mixed with the construction material.

In our future work we therefore plan to use the methodological progress presented here for the investigation of the ant nest building process (see chapter Gautrais & Khuong), which seems to make use of the same mechanisms as studied here (diffusive ant movement, picking up and dropping behavior depending on the local environment, effect of airflows, thigmotaxis, ...). The capability of the lattice Boltzmann algorithm to simulate both fluid flows and the temperature field in complex geometries will be most helpful in this context.

References

- [1] Bollazzi, M., Rocas, F. To build or not to build: circulating dry air organizes collective building for climate control in the leaf-cutting ant *Acromyrmex ambiguus*, *Animal Behaviour* 74, 1349-1355 (2007)
- [2] Bonabeau, E., Theraulaz, G., Deneubourg, J.-L., Franks, N.R., Rafelsberger, O., Joly, J.-L., Blanco, S. A model for the emergence of pillars, walls and royal chambers in termite nests. *Philosophical transactions: Biological sciences*, 353, 1561-1676 (1998)
- [3] Bruinsma, O.H. An analysis of building behaviour of the termite *Macrotermes subhyalinus*. PhD thesis, University of Wageningen (1979)
- [4] Camazine, S., Deneubourg, J.-L., Franks, N., Sneyd, J., Theraulaz, G., Bonabeau, E. *Self-Organization in Biological Systems*. Princeton University Press (2001)
- [5] Casellas, E. Influence d'un courant de convection naturelle sur les comportements individuels impliqués dans l'agrégation de cadavres chez la fourmi *Messor sancta*. Masters thesis, Université Paul Sabatier - Toulouse III (2005)
- [6] Casellas, E., Gautrais, J., Fournier, R., Blanco, S., Combe, M., Fourcassié, F., Theraulaz, G., Jost, C. From individual to collective displacements in heterogeneous environments, *Journal of theoretical Biology*, 250, 424-434 (2007).
- [7] Challet, M. Influence de la température et des courants d'air sur la morphogénèse des cimetières chez la fourmi *Messor Sancta*. PhD thesis, Université Toulouse III - Paul Sabatier (2005)
- [8] Challet, M., Jost, C., Grimal, A., Lluc, J., Theraulaz, G. How temperature influences displacements and corpse aggregation behaviors in the ant *Messor sancta*. *Insectes sociaux* 52, 305-315 (2005)
- [9] Challet, M., Fourcassié, V., Blanco, S., Fournier, R., Theraulaz, G., Jost, C. A new test of random walks in heterogeneous environments. *Naturwissenschaften* 92, 367-370 (2005)

- [10] Chen, S., Doolen, G.D. Lattice Boltzmann method for fluid flows. *Annual Review Fluid Mechanics*, 30, 329–364 (1998).
- [11] Chretien, L. Organisation spatiale du matériel provenant de l'excavation du nid chez *Messor barbarus* et des cadavres d'ouvrières chez *Lasius niger* (Hymenoptera : Formicidae). Thèse de doctorat, Université Libre de Bruxelles, Belgique (1996)
- [12] Fourcassié, V., Bredard, C., Volpatti, K., Theraulaz, G. Dispersion movements in ants: spatial structuring and density-dependent effects. *Behavioural Processes* 63, 33-43 (2003).
- [13] Gordon, D.M. The harvester ant (*Pogonomyrmex badius*) midden: refuse or boundary. *Ecological Entomology* 9, 403-412 (1984)
- [14] Haken, H. Synergetics, An Introduction : Nonequilibrium Phase Transitions and Self-Organization in Physics, Chemistry, and Biology. Springer-Verlag, New York (1983).
- [15] Hart, A.G., Ratnieks, F.L.W. Leaf caching in *Atta* leafcutting ants: discrete cache formation through positive feedback. *Animal Behaviour* 59, 587-591 (2000)
- [16] Hölldobler, B., Wilson, E.O. The ants. Belknap Press, Cambridge (1990)
- [17] Jost, C., Verret, J., Casellas, E., Gautrais, J., Challet, M., Lluc, J., Blanco, S., Clifton, M.J., Theraulaz, G. The interplay between a self-organized process and an environmental template: corpse clustering under the influence of air currents in ants. *Journal of the Royal Society Interface*, 4, 107-116 (2007)
- [18] Kleineidam, C., Ernst, R., Roces, F. Wind-induced ventilation of the giant nests of the leaf-cutting ant *Atta vollenweideri*. *Naturwissenschaften* 88, 301-305 (2001)
- [19] Korb, J. Thermoregulation and ventilation of termite mounds. *Naturwissenschaften*, 90, 212–219 (2003).
- [20] Ladley, D., Bullock, S. The role of logistic constraints in termite construction of chambers and tunnels. *Journal of theoretical Biology*, 234, 551-564 (2005)
- [21] Mirenda, J.T., Eakins, D.G., Topoff, H. Relationship of raiding and emigration in the nearctic army ant *Neivamyrmex nigrescens* Cressens. *Insectes sociaux* 29, 308-331 (1982)
- [22] Noirot, C., Darlington, J.P.E.C. Termite nests: architecture, regulation and defence. In: Abe, T., Bignell, D.E., Higashi, M. (eds), *Termites: Evolution, Sociality, Symbioses, Ecology*, pp. 121-140. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht (2000)
- [23] Pan, C., Luo, L.-S., Miller, C. T. An evaluation of lattice boltzmann schemes for porous medium flow simulation. *Computers and Fluids*, 35, 898–909 (2006).
- [24] Perna, A., Jost, C., Couturier, E., Valverde, S., Douady, S., Theraulaz, G.: The structure of gallery networks in the nests of termite *Cubitermes* spp. Revealed by X-ray tomography. *Naturwissenschaften* 95, 877-884 (2008)
- [25] Piaud, B., Blanco, S., Fournier, R., Clifton, M. J. Energy-conserving lattice boltzmann thermal model in two dimensions. *Journal of Statistical Physics*, 121 (2005).
- [26] Schooles, S.R., Sendova-Franks, A.B., Swift, S.T., Melhuish, C. Ants can sort their brood without a gaseous template. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 59, 531-540 (2006)
- [27] Stollenwerk, L., Amiranashvili, S., Boeuf, J.-P., Purwins, H.-G. Formation and stabilisation of single current filaments in planar dielectric barrier discharge. *Eur. Phys. J. D*, 44, 133 (2007).
- [28] Theraulaz, G., Bonabeau, E. Coordination in Distributed Building. *Science* 269, 686-688 (1995a)
- [29] Theraulaz, G., Bonabeau, E. Modeling the Collective Building of Complex Architectures in Social Insects with Lattice Swarms. *Journal of Theoretical Biology* 177, 381-400 (1995b)
- [30] Theraulaz, G., Bonabeau, E., Deneubourg J.-L. The mechanisms and rules of coordinated building in social insects, *In Information Processing in Social Insects*, pp. 309–330. Birkhäuser Verlag Basel/Switzerland (1999)
- [31] Theraulaz, G., Bonabeau, E., Nicolis, S., Solé, R.V., Fourcassié, V., Blanco, S., Fournier, R., Joly, J.L., Fernandez, P., Grimal, A., Dalle, P., Deneubourg, J.-L. 2002. Spatial Patterns in Ant Colonies. *Proceedings of The National Academy of Sciences USA* 99, 9645-6949 (2002)

- [32] Tschinkel, W.R. The nest architecture of the Florida harvester ant, *Pogonomyrmex badius*. *Journal of Insect Science* 4, article number 21 (19 pages) (2004).
- [33] Turner, S.J. The extended organism: the physiology of animal-built structures. Harvard University Press, Cambridge (2000)
- [34] Verza, S.S., Forti, L.C, Lopes, J.F.S, Hughes, W.O.H.: Nest architecture of the leaf-cutting ant *Acromyrmex rugosus rugosus*. *Ins. Soc.* 54, 303-309 (2007)
- [35] Vidal, C., Dewel, G., Borckmanns, P. Au-delà de l'équilibre. Paris : Hermann (1994)
- [36] Weitz, S. Modélisation et simulation d'un processus de morphogénèse en écoulement chez la fourmi *Messor Sanctus*. Masters thesis, Université Paul Sabatier - Toulouse III (2008)

4.3 Étude expérimentale du processus d'agrégation de cadavres

4.3.1 Conditions expérimentales

Toutes les expériences d'agrégation utilisées dans ce chapitre ont été réalisées par M. Challet [18] et les conditions expérimentales détaillées ainsi que les résultats observés ont été rapportés par Jost et coll. [19]. L'arène expérimentale utilisée est identique à celle qui a déjà été utilisée pour caractériser le déplacement des fourmis (cf. Sec. 3.8.1.1). Avant chaque expérience environ 3300 cadavres sont disposés aléatoirement dans toute l'arène, sans qu'il y ait de recouvrement de plusieurs cadavres, ce qui correspond à une densité surfacique de $2.7 \text{ cadavres} \cdot \text{cm}^{-2}$ (cf. la première photo de chaque série de la Fig. 4.1). La température de l'arène est maintenue constante à environ 25°C pendant toute l'expérience. La durée d'une expérience est fixée à 24h. Au cours d'une expérience, le nombre de fourmis dans l'arène peut fluctuer fortement car les fourmis accèdent à l'arène et la quittent librement à travers un trou placé en son centre. 17 réplifications de l'expérience ont été réalisées.

4.3.2 Observations expérimentales

Au cours des expériences les fourmis se déplacent dans l'arène, prenant des cadavres à certains endroits et les déposant ailleurs. Le champ de cadavres initialement uniforme devient de plus en plus organisé : les cadavres sont d'abord regroupés dans des zones assez nombreuses et étalées. Ces zones sont ensuite ramassées de façon plus dense et dans une dynamique plus lente les petites zones disparaissent au profit des plus grandes. A l'exception de 2 réplifications expérimentales, dans lesquelles l'agrégation est très faible, nous pouvons distinguer deux catégories pour lesquelles le résultat observé en fin d'expérience (après 24 heures) est qualitativement différent : dans 4 réplifications tous les cadavres sont regroupés sur des tas dans la zone centrale de l'arène sans être en contact avec les bords de l'arène (cf. Fig. 4.1). 2 autres réplifications sont très similaires mais un tas touche un bord de l'arène. Dans les 9 réplifications restantes, les cadavres sont au contraire tous positionnés le long des bords de l'arène (cf. Fig. 4.2). Notre objectif dans ce chapitre sera de modéliser le processus d'agrégation pour la première catégorie c'est-à-dire l'agrégation dans un espace bi-dimensionnel sans effet de bord d'arène (pour expliquer la deuxième catégorie il faudrait prendre en compte le suivi de bord d'arène en plus du suivi du bord dans le champ de cadavres ce qui nécessiterait des expériences supplémentaires comme nous avons vu dans la

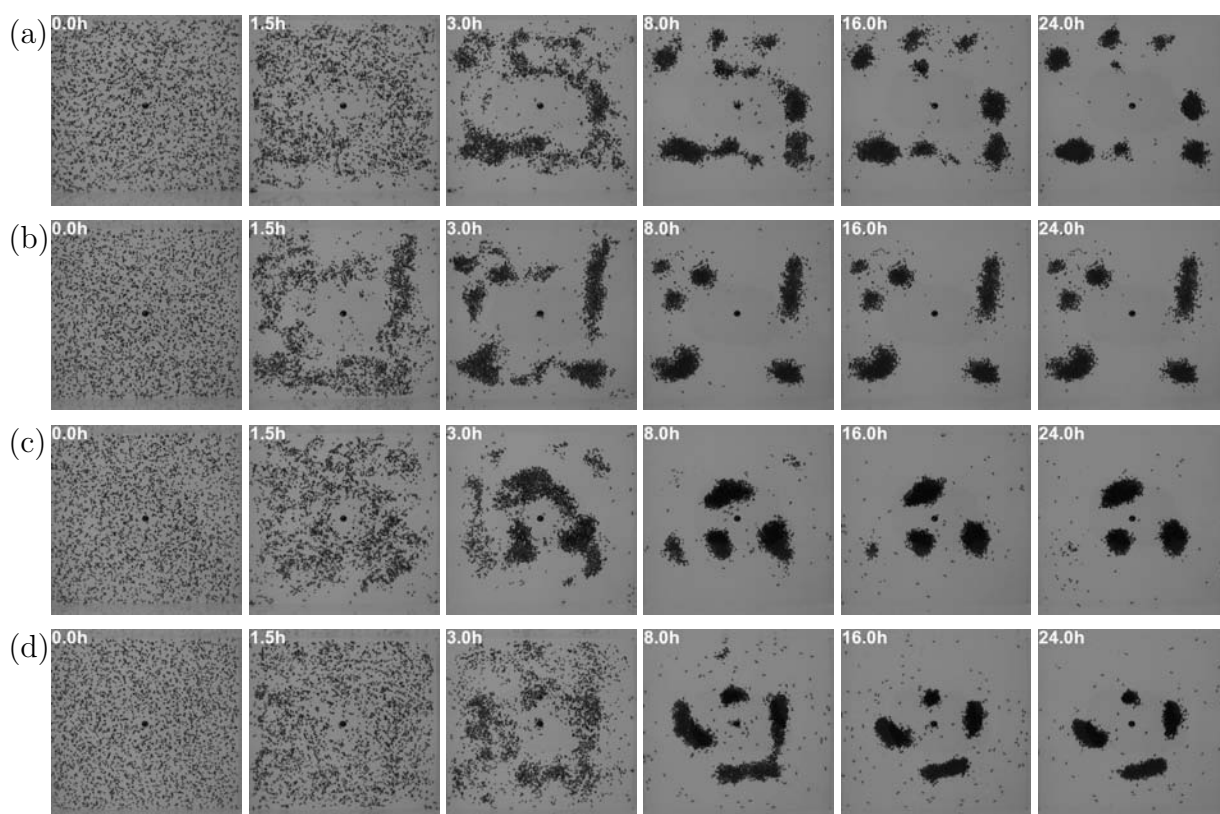


FIGURE 4.1: Photos du champ de cadavres dans l'arène expérimentale à différents instants du processus d'agrégation ($t=0, 1.5, 3, 8, 16$ et 24 h), pour les 4 réplifications de l'expérience (retenues pour notre étude) dans lesquelles les agrégats se forment loin des bords de l'arène.

Sec. 3.7). Dans ce cas, 3-8 tas très nets subsistent à la fin de chaque expérience.

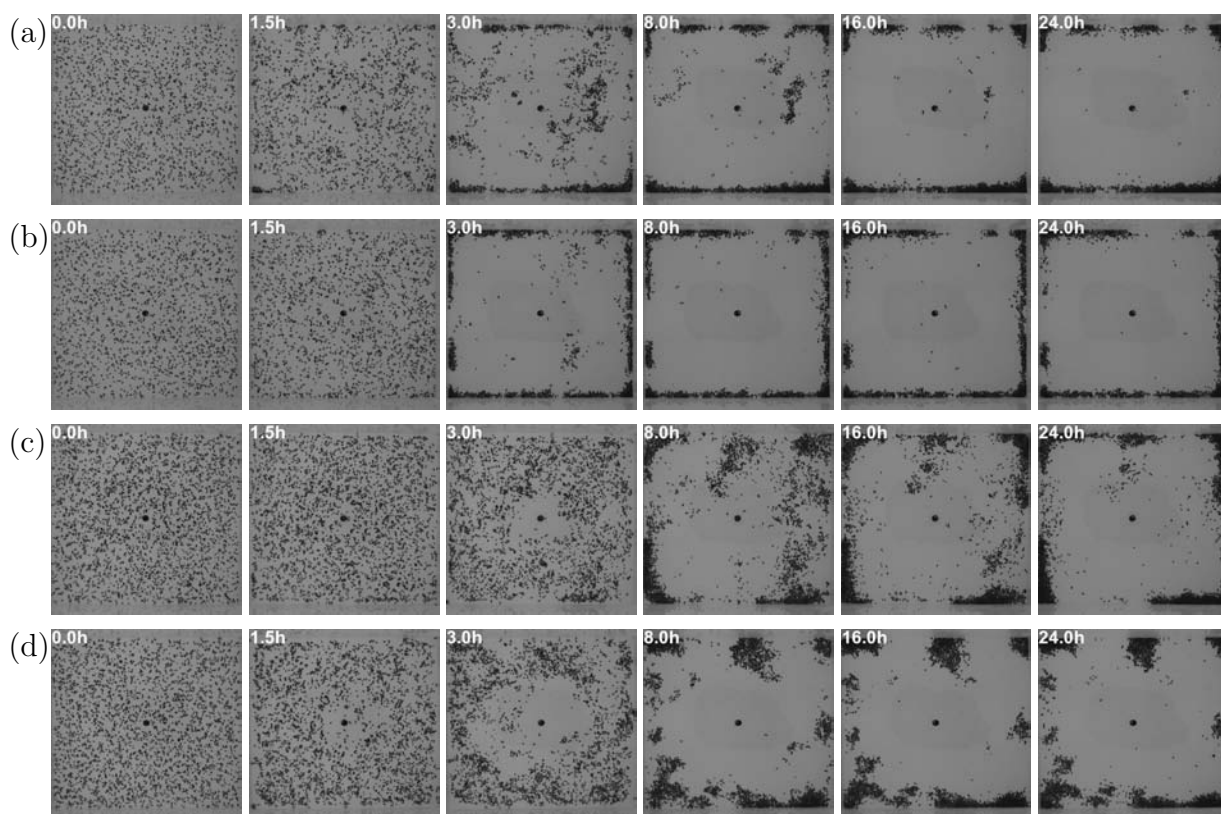


FIGURE 4.2: Photos du champ de cadavres dans l'arène expérimentale à différents instants du processus d'agrégation ($t=0, 1.5, 3, 8, 16$ et 24 h), pour 4 répliques de l'expérience (non retenues pour notre étude) dans lesquelles les agrégats se forment le long des bords de l'arène.

Définition des observables. Pour quantifier ces observations, nous caractérisons l'évolution temporelle des tas. Dans ce but, l'arène expérimentale a été filmée par le dessus pendant tout la durée de l'expérience avec une fréquence d'une image toutes les 30 minutes. Afin de définir les tas à un instant donné du processus d'agrégation, nous utilisons la photo correspondante du champ de cadavres dans l'arène expérimentale. Nous calculons d'abord le champ de densité moyenne de cadavres $\bar{\eta}_{cadavre}(\mathbf{x})$ comme la somme des fractions de cadavres situées à l'intérieur du disque de rayon R centré au point \mathbf{x} divisée par la surface de ce disque (cf. Fig. 4.3a-b). Nous considérons ensuite les zones continues de l'espace où $\bar{\eta}_{cadavre}$ est plus grande qu'un seuil $\bar{\eta}_{cadavre}^*$ (cf. Fig. 4.3c). Enfin nous définissons comme tas toutes les zones dont la surface Σ est plus grande qu'un seuil Σ^* . Le jeu de paramètres R , $\bar{\eta}_{cadavre}^*$ et Σ^* est choisi tel qu'un maximum de tas soient repérés mais qu'il n'y ait aucun tas à l'état initial, soit $R = 1 \text{ cm}$, $\bar{\eta}_{cadavre}^* = 6.4 \text{ cm}^{-2}$ et $\Sigma^* = 2 \text{ cm}^2$ (cependant d'autres jeux de paramètres vérifient aussi ces deux conditions). Les observables finalement utilisées sont les évolutions temporelles pendant 24 heures du nombre de tas et de la surface des tas (cf. Fig. 4.3d-e), grandeurs que nous avons moyennées sur les 4 répliques retenues de l'expérience. Sur l'image pixelisée de l'arène expérimentale il est impossible de distinguer des cadavres individuellement et nous ne pouvons pas remonter à leur positions. Ainsi le calcul de $\bar{\eta}_{cadavre}$ nécessite au préalable de définir un cadavre à partir des pixels de l'image. Pour cela nous binarisons d'abord l'image en définissant un seuil de luminosité distinguant un pixel appartenant à un cadavre d'un pixel de l'arène. Ce seuil est déterminé visuellement. Ensuite nous déterminons la taille d'un cadavre (10 pixels soit 0.5 mm^2 , supposée identique pour tous les cadavres) à partir du nombre de cadavres (3300) en considérant qu'il n'y a aucune superposition de cadavres à l'état initial.

Résultats. La Fig. 4.4 représente les observables d'agrégation obtenues expérimentalement en fonction du temps. Le nombre de tas, nul à l'instant initial, augmente d'abord rapidement pour atteindre un pic de 10-15 tas après 1-2 heures. En même temps la surface totale des tas augmente également rapidement pour atteindre un pic de 190-240 cm^2 après 1.5-4.5 heures. Cette première phase correspond au "ramassage" des cadavres initialement distribués uniformément dans toute l'arène sur des tas de faible densité comme nous l'observons sur les premières photos de la Fig. 4.1. Dans une seconde phase le nombre de tas décroît lentement (avec une vitesse de décroissance de plus en plus faible) pour se stabiliser autour de 3-8 tas après 3-6 heures. La surface totale des tas décroît encore plus lentement et atteint 100-150 cm^2 à la fin de l'expérience (24 heures). Cette deuxième phase correspond à la disparition des tas plus petits au profit des tas plus grands. On décrit cette phase comme une "compétition" entre les tas. Au cours de cette phase il y a aussi une densification (un tassement) des tas. A

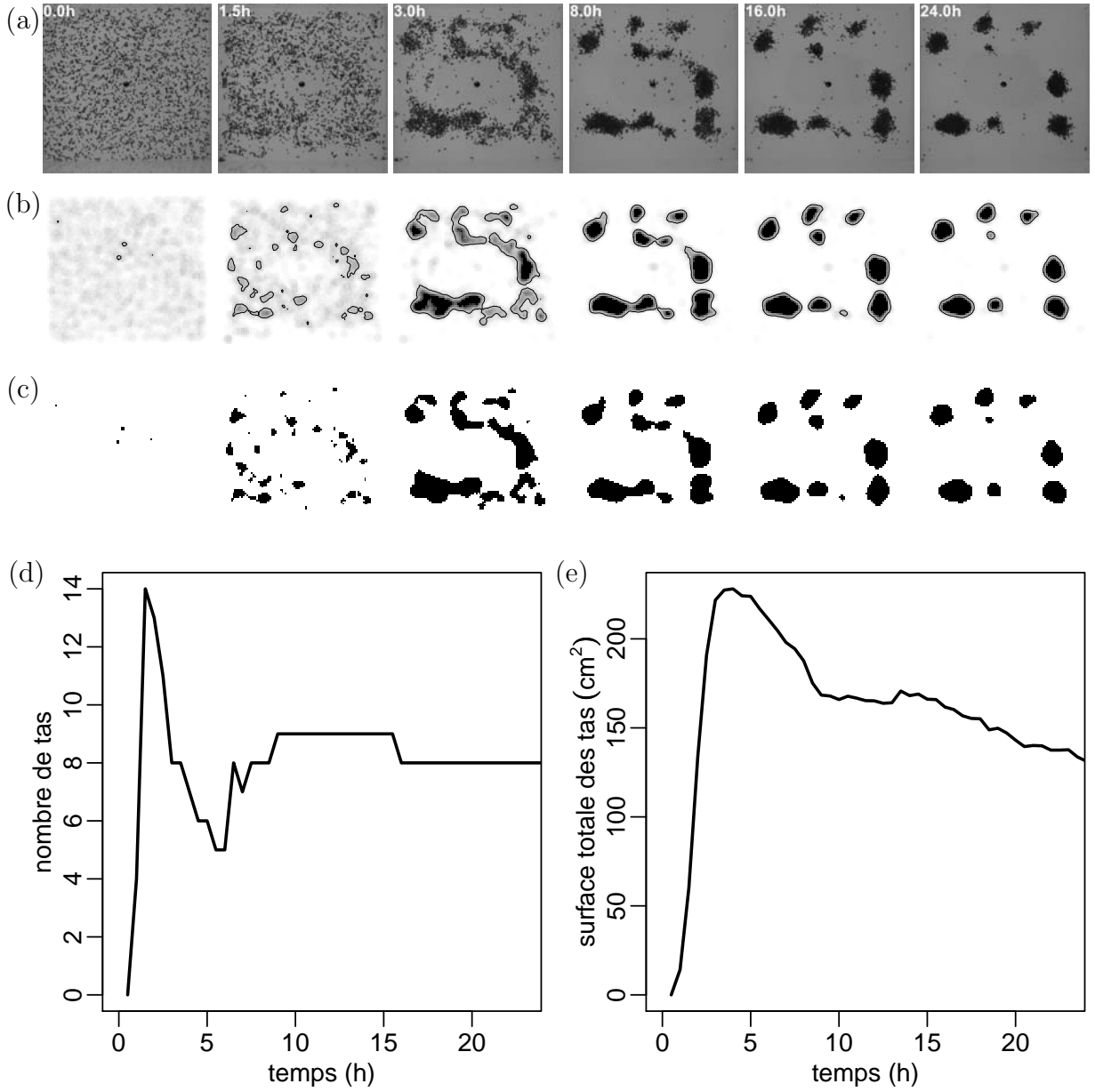


FIGURE 4.3: Illustration de la définition des tas à partir des photos du champ de cadavres dans l'arène expérimentale. (a) Photos du champ de cadavres à différents instants du processus d'agrégation. (b) Champ de densité moyenne de cadavres $\bar{\eta}_{cadavre}$. En chaque point \mathbf{x} , la densité moyenne de cadavres $\bar{\eta}_{cadavre}(\mathbf{x})$ est calculée comme la somme des fractions de cadavres situés à l'intérieur du disque de rayon $R = 1$ cm centré au point \mathbf{x} divisée par la surface de ce disque. Les lignes correspondent aux iso-densité $\bar{\eta}_{cadavre}^* = 6.4 \text{ cm}^{-2}$. (c) Zones vérifiant $\bar{\eta}_{cadavre} > \bar{\eta}_{cadavre}^*$. Nous définissons comme tas les zones dont la surface Σ est plus grande que $\Sigma^* = 2 \text{ cm}^2$. Enfin, les observables d'agrégation (nombre de tas et surface totale des tas) sont calculées à l'aide de cette définition des tas. (d) Évolution temporelle du nombre de tas. (e) Évolution temporelle de la surface totale des tas.

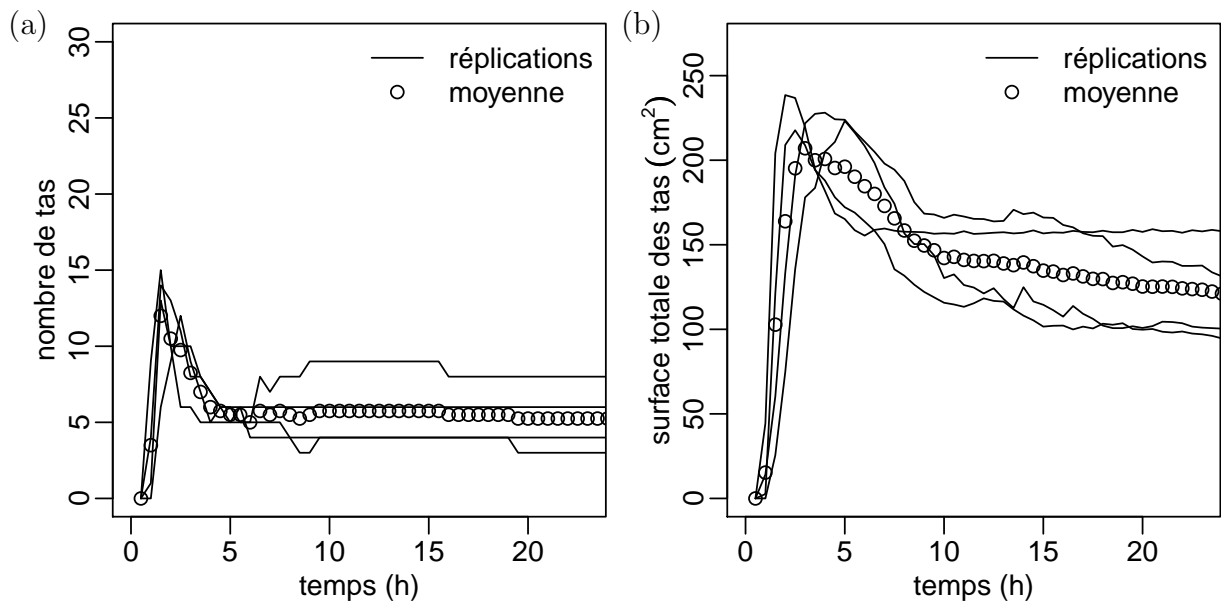


FIGURE 4.4: Observables d'agrégation obtenues expérimentalement pour les 4 répliques retenues. (a) Évolution temporelle du nombre de tas. (b) Évolution temporelle de la surface totale des tas. L'échelle des ordonnées est choisi de façon à faciliter les comparaisons aux prédictions des modèles dans la suite du chapitre.

la fin de l'expérience, l'état est quasiment stationnaire (le nombre de tas et la surface totale des tas n'évoluent quasiment plus).

4.3.3 Couplages à l'oeuvre dans le processus d'agrégation de cadavres

Ce processus d'agrégation de cadavres est un exemple de morphogenèse impliquant des processus d'*auto-organisation*. Une caractéristique importante des processus d'auto-organisation est la présence de *couplages* ou *rétro-actions*. Ici le comportement des fourmis et la dynamique d'agrégation (l'évolution temporelle du champ de cadavres) sont étroitement couplés. C'est bien le comportement des fourmis qui, par la répétition des événements de prise, transport et dépôt d'un cadavre, modifie le champ de cadavres et conduit à la dynamique d'agrégation. En retour, le champ de cadavre agit localement sur le comportement des fourmis : la présence de cadavres dans le voisinage d'une fourmi modifie non seulement son déplacement en induisant des effets de réflexion et de suivi de bord (cf. Chap. 3) mais elle inhibe également la propension d'une fourmi libre (ne portant pas de cadavre) à prendre

un cadavre (que nous décrirons par la fréquence de prise ν_p) alors qu'elle stimule celle d'une fourmi porteuse (portant un cadavre) à déposer le cadavre porté (la fréquence de dépôt ν_d). Dans la deuxième partie de ce chapitre nous ajouterons un élément supplémentaire à ce couplage : nous verrons qu'un écoulement d'air de faible vitesse inhibe la propension à déposer un cadavre (la fréquence de dépôt est une fonction décroissante de la vitesse locale de l'air), modifiant ainsi la dynamique d'agrégation. Les structures agrégées agissent en retour sur l'écoulement d'air pour lequel elles constituent des obstacles (cf. Sec. 4.6).

Au début de l'expérience les cadavres sont répartis aléatoirement et il n'y a pas d'endroits privilégiés pour la prise et le dépôt de cadavres. La succession d'un grand nombre d'évènements de prise et de dépôt aléatoires conduit à la constitution de petites zones (germes) dans lesquelles la densité de cadavres devient un peu plus grande que la moyenne (*fluctuations aléatoires*). Dans ces zones la fréquence de prise est légèrement plus faible et la fréquence de dépôt plus grande ce qui a pour effet de favoriser la croissance des germes (cette *amplification* permet la formation de tas). Puisque les germes ont également un effet réfléchissant sur le déplacement des fourmis, les dépôts ont principalement lieu en périphérie des germes ce qui conduit à une croissance en largeur plutôt qu'en hauteur. De la même façon, un tas constitue aussi un obstacle à l'écoulement d'air, diminuant sa vitesse devant (face à l'écoulement) et derrière le tas mais l'augmentant sur les côtés. Comme la fréquence de dépôt est une fonction décroissante de la vitesse de l'air, ce mécanisme favorise les dépôts devant et derrière le tas ce qui conduit à un allongement des tas dans la direction de l'écoulement d'air. La "zone morte" à faible vitesse est plus grande derrière que devant le tas (vis-à-vis du sens de l'écoulement d'air), les tas croissent plus vite à l'arrière et leurs barycentres se déplacent donc dans le sens de l'écoulement. De tels couplages avec l'écoulement d'air pourraient aussi être à l'oeuvre dans la construction des nids des termites et permettre l'adaptation de l'architecture de ces nids aux conditions environnementales. En effet ces nids semblent disposer de systèmes passifs de ventilation et de conditionnement de l'air (température, hygrométrie, concentration en CO_2 , ... [4, 6, 1, 2]).

4.4 Modélisation des comportements de dépôt et de prise

L'objectif de cette section est de modéliser les comportements de dépôt et de prise. La démarche de modélisation sera très proche de celle développée dans le Chap. 2 auquel nous nous référerons à plusieurs reprises. En ce qui concerne le déplacement d'une fourmi, nous

utilisons le modèle de marche établi dans le Chap. 3 (Sec. 3.8), que nous rappelons ici brièvement. Dans ce modèle, la zone de bord est repérée à l'aide du stimulus de bord s . La direction de déplacement de la fourmi, θ , est mesurée par rapport au vecteur orientation ω_n (correspondant, en présence d'un bord, à la direction normale sortant du bord). s et ω_n sont définis en chaque point à partir de la répartition locale des cadavres dans le voisinage. La frontière entre la zone de bord et le champ libre est repérée par le seuil de suivi de bord $s_t = 10^{-5}$ et la frontière entre la zone de bord et la zone de tas par le seuil d'évitement du bord $s^* = 0.87$. En champ libre ($s < s_t$), la fourmi se déplace selon une marche diffusive (de Pearson) avec une vitesse $c = 1.1 \cdot 10^{-2} \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$ (constante et identique pour toutes les fourmis), une fréquence de changement de direction isotrope $\nu_l = 1.55 \text{ s}^{-1}$ et une fonction de phase elliptique p_l de cosinus moyen $g = 0.53$. Dans la zone de bord ($s_t < s < s^*$) nous utilisons notre version de référence de la marche à fréquence de changement asymétrique : lorsque la fourmi est orientée vers le bord, elle change de direction avec la même fréquence ν_l qu'en absence de bord mais lorsqu'elle est dirigée en sens opposé, sa fréquence de changement de direction est plus élevée, soit $\nu(\theta) = \nu_l \frac{1+\beta \cos(\theta)}{1-\beta}$ (où $\beta = 0.39$, ν_l et p_l sont inchangés par rapport au champ libre). Dans la zone de tas ($s > s^*$), l'asymétrie de la fréquence de changement de direction est inversée (fréquence plus élevée lorsque la fourmi est orientée vers le bord), soit $\nu'(\theta) = \nu^* \frac{1+\beta' \cos(\theta)}{1-\beta'}$ ($\nu^* = 3.55 \text{ s}^{-1}$ et $\beta' = 0.72$).

4.4.1 Absence de mémoire et sensibilité au stimulus de perception

Pour qu'il puisse y avoir agrégation il faut que les propensions à déposer ou prendre un cadavre soient sensibles à une grandeur caractérisant la densité locale du champ de cadavres (c'était η dans le Chap. 2). Par souci de simplicité des règles comportementales nous supposons ici que cette grandeur est le stimulus de bord s qui intervient déjà dans le modèle du déplacement pour définir la zone de bord. Comme la signification de s n'est pas lié à la notion de bord en ce qui concerne son rôle pour les prises et les dépôts, nous l'appelons ici plutôt le stimulus de perception. Pour caractériser le comportement de dépôt des fourmis *Messor Sancta* dans le contexte de l'agrégation de cadavres nous avons commencé comme dans le Chap. 2 par considérer une fourmi porteuse qui se déplace en champ libre (s nul partout) et tracé la courbe de survie de la durée t parcourue par cette fourmi avant de déposer le cadavre porté. La Fig. 4.5 montre que cette courbe est compatible avec une fonction exponentielle et nous pouvons écrire

$$\tau_{d,0} = \lim_{N_0 \rightarrow \infty} \frac{N(t)}{N_0} = \exp(-\nu_{d,0}t) \quad (4.1)$$

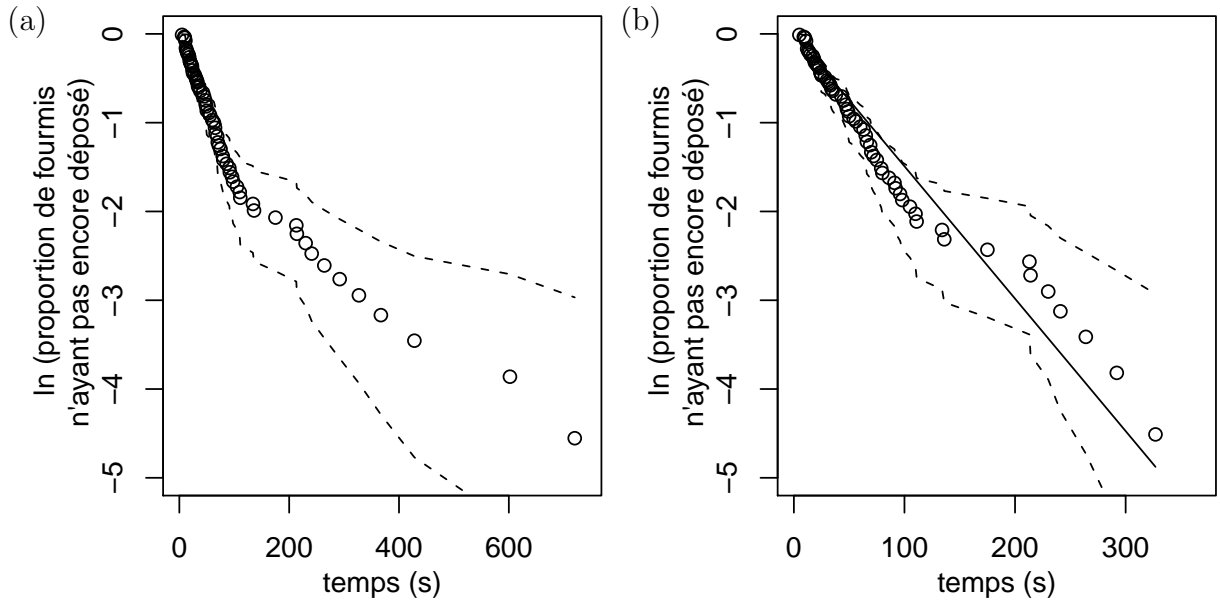


FIGURE 4.5: (a) Courbe de survie pour le dépôt spontané ($\ln(\frac{N(t)}{N_0})$), où N_0 est le nombre de fourmis portant un cadavre à l'instant initial $t = 0$ et $N(t)$ est le nombre de fourmis ne l'ayant pas encore déposé à l'instant t) mesurée pour $n = 95$ fourmis dans l'arène expérimentale vide. A l'exception des 4 derniers points correspondant aux temps les plus longs, ces données expérimentales sont compatibles avec la droite $\ln(\frac{N(t)}{N_0}) = -\nu_{d,0}t$ ce qui traduit un comportement de dépôt sans mémoire et identique pour toutes le fourmis. $\nu_{d,0} = 1.13 \cdot 10^{-2} \pm 2 \cdot 10^{-3} s^{-1}$ est la fréquence de dépôt spontané. (b) La même courbe de survie sans les 4 derniers points (la droite correspond à une régression linéaire pondérée).

avec $\nu_{d,0} = 1.13 \cdot 10^{-2} s^{-1}$, où N_0 est le nombre de fourmis portant un cadavre à l'instant initial $t = 0$, $N(t)$ le nombre de fourmis ne l'ayant pas encore déposé à l'instant t et $\tau_{d,0}$, appelé probabilité de survie, la probabilité qu'une fourmi n'ait pas encore déposée le cadavre porté à l'instant t . Nous avons vu dans la Sec. 3.4.1.1 qu'une telle courbe de survie exponentielle indique que le dépôt en champ libre peut être décrit comme un acte instantané et sans mémoire. Il est donc entièrement défini par la fréquence de dépôt spontané $\nu_{d,0}$. Ici les fourmis se déplacent à une vitesse c qui est constante et identique pour toutes les fourmis. Pour la suite de notre travail, il est alors plus pratique de raisonner avec la distance l parcourue par une fourmi avant de déposer et d'écrire la probabilité de survie sous la forme

$$T_{d,0}(l) = \exp(-\frac{1}{c}\nu_{d,0}l) \quad (4.2)$$

La probabilité qu'une fourmi ayant parcouru une distance l ait déposé le cadavre porté, $1 - T_{d,0}(l)$, permet de définir la densité de probabilité de la distance l parcourue par une fourmi porteuse avant de déposer le cadavre porté, $pdf_{L_{d,0}}(l)$ par

$$1 - T_{d,0}(l) = \int_0^l pdf_{L_{d,0}}(l') dl' \quad (4.3)$$

soit

$$pdf_{L_{d,0}}(l) = -T'_{d,0}(l) = \frac{1}{c} \nu_{d,0} \exp\left(-\frac{1}{c} \nu_{d,0} l\right) \quad (4.4)$$

Nous extrapolons la validité de cette hypothèse d'absence de mémoire aux situations où le stimulus de perception s est non nul ainsi qu'au comportement de prise en définissant les fréquences de dépôt ν_d et de prise ν_p comme des fonctions du stimulus de perception s . Le stimulus de perception s dépend de la position \mathbf{x} de la fourmi et varie donc le long de chaque trajectoire. En considérant une trajectoire γ , nous pouvons donc écrire ce stimulus comme une fonction $s(l; \gamma)$ de la longueur l parcourue par la fourmi le long de cette trajectoire. La densité de probabilité de la distance l parcourue par une fourmi porteuse le long de la trajectoire γ avant dépôt, notée $pdf_{L_d}(l; \gamma)$, et la densité de probabilité de la distance l parcourue par une fourmi libre le long de la trajectoire γ avant prise, notée $pdf_{L_p}(l; \gamma)$, sont alors définies par

$$pdf_{L_d}(l; \gamma) = \frac{1}{c} \nu_d(s(l; \gamma)) \exp\left[-\frac{1}{c} \nu_d(s(l; \gamma)) l\right] \quad (4.5)$$

$$pdf_{L_p}(l; \gamma) = \frac{1}{c} \nu_p(s(l; \gamma)) \exp\left[-\frac{1}{c} \nu_p(s(l; \gamma)) l\right] \quad (4.6)$$

et les probabilités de survie avant dépôt et prise, $T_d(l; \gamma)$ et $T_p(l; \gamma)$, par

$$T_d(l; \gamma) = \exp\left[-\frac{1}{c} \int_0^l \nu_d(s(l'; \gamma)) dl'\right] \quad (4.7)$$

$$T_p(l; \gamma) = \exp\left[-\frac{1}{c} \int_0^l \nu_p(s(l'; \gamma)) dl'\right] \quad (4.8)$$

Comme pour le déplacement, le caractère local de la perception de la fourmi *Messor Sancta* est pris en compte par le seuil s_t (qui a été utilisé dans le modèle de déplacement comme seuil de suivi de bord et correspond à une distance inférieure ou égale à 12 mm selon le nombre et la configuration spatiale des cadavres dans le voisinage, cf. Sec. 3.8.6) : Pour $s < s_t$, la fréquence de dépôt est constante, soit $\nu_d(s) = \nu_{d,0}$. Quant à la prise, elle est uniquement possible lorsque la fourmi peut toucher physiquement un cadavre, ce que nous représentons

par le seuil s^* (le seuil d'évitement du bord du modèle de déplacement). La fréquence de prise $\nu_p(s)$ est nulle pour $s < s^*$.

4.4.2 Inversion des dépendances des fréquences de dépôt et de prise au stimulus de perception

4.4.2.1 Modèle qualitatif

Pour modéliser la dépendance des fréquences de dépôt ν_d et de prise ν_p au stimulus de perception s nous étudions l'interaction “globale” d'une fourmi avec un tas circulaire préformé au cours de la traversée de la zone de tas. Cette interaction est caractérisée par la probabilité qu'une fourmi porteuse au début d'une traversée soit libre à la fin de celle-ci (notée probabilité de dépôt P_d) et la probabilité qu'une fourmi libre au début soit porteuse à la fin (probabilité de prise P_p). Le début de la traversée est défini comme l'instant où la fourmi touche la première fois physiquement le tas (contact antennaire), ce que nous supposons correspondre à une distance de 5 mm entre la fourmi (repérée par la position de sa tête) et le bord du tas. La fin de la traversée est définie comme l'instant où la fourmi quitte la zone supposée stimulante (où $s > 0$) correspondant à une distance de 10 mm au bord du tas. Ces expériences réalisées pour des tas de 1, 5, 10 et 50 cadavres¹ ont conduit aux résultats suivants (cf. Fig. 4.6) :

- La probabilité de dépôt P_d augmente avec la taille du tas.
- La probabilité de prise P_p n'évolue pas significativement avec la taille du tas (elle peut être considérée comme constante) et elle apparaît comme bien inférieure à la probabilité de dépôt (un ordre de grandeur pour les tas les plus grands).

Avant d'aller plus loin, ces résultats suggèrent déjà une première explication qualitative des dynamiques d'agrégation observées : plus un tas est grand plus il y a des dépôts alors que le nombre de prises reste constant, ce qui doit conduire en un tas dont la taille augmente (en supposant en première approximation que les flux de fourmis libres et porteuses incidentes sur le tas sont constants). Pour tirer des conclusions sur les dépendances des fréquences de dépôt ν_d et de prise ν_p au stimulus de perception s , nous devons relier les probabilités de dépôt P_d et de prise P_p aux fonctions $\nu_d(s)$ et $\nu_p(s)$. P_d et P_p sont des observables compliquées dépendant chacune à la fois de ν_d et de ν_p car au cours d'une seule traversée de la zone de tas, une fourmi peut successivement prendre et déposer un cadavre. Cependant ces traversées à double événement sont rares et nous pouvons les négliger pour une première caractérisation

1. Les expériences avec les tas de 1, 10 et 50 cadavres sont les mêmes que celles utilisées pour la modélisation du suivi du bord (cf. Sec. 3.8.1.1).

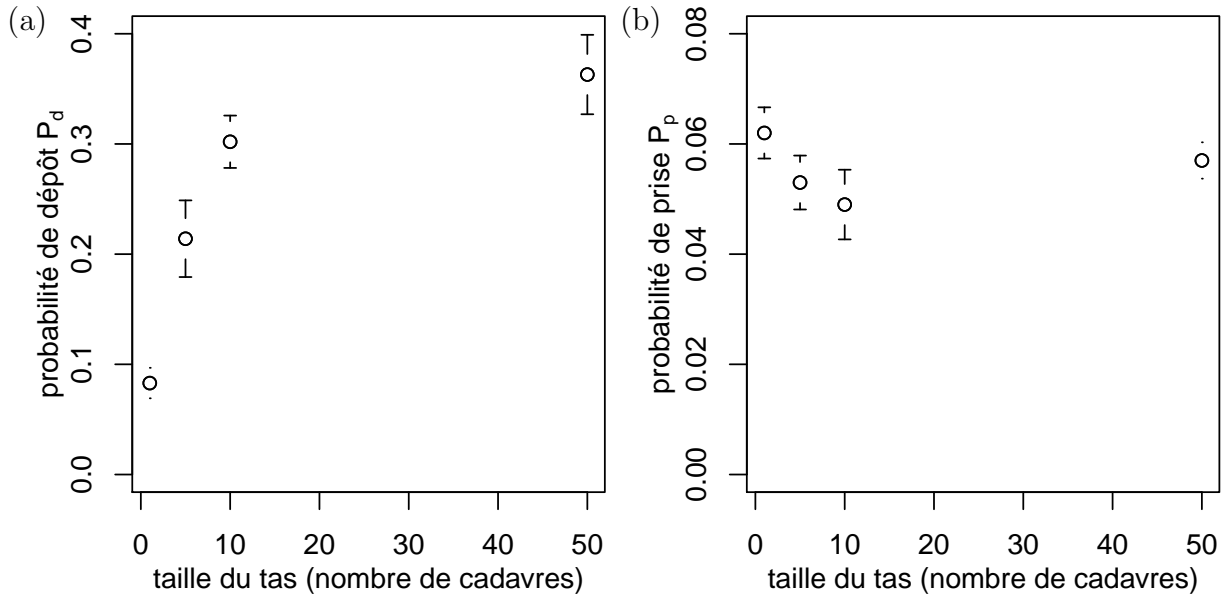


FIGURE 4.6: Probabilités de dépôt P_d (a) et de prise P_p (b) mesurées expérimentalement (moyenne \pm erreur standard) pour des tas de taille 1, 5, 10 et 50 cadavres. Les données proviennent de Jost et coll .[19].

des fonctions $\nu_d(s)$ et $\nu_p(s)$. Avec cette approximation, la probabilité de dépôt P_d correspond simplement à la probabilité qu'une fourmi porteuse dépose le cadavre qu'elle porte pendant une traversée de la zone de tas et la probabilité de prise P_p à la probabilité qu'une fourmi libre prenne un cadavre pendant une traversée. Il s'agit de moyennes sur toutes les traversées γ possibles. Nous avons alors

$$P_d = \int d\gamma \, pdf_{\Gamma_d}(\gamma) \left(1 - T_d(L_\gamma; \gamma)\right) \quad (4.9)$$

$$P_p = \int d\gamma \, pdf_{\Gamma_p}(\gamma) \left(1 - T_p(L_\gamma; \gamma)\right) \quad (4.10)$$

où $pdf_{\Gamma_d}(\gamma)$ et $pdf_{\Gamma_p}(\gamma)$ sont les densités de probabilités de toutes les traversées du tas dans les expériences de dépôt et de prise. L_γ est la longueur de la traversée γ . Enfin T_d et T_p sont les probabilités de survie définies dans la section précédente et $1 - T_d(L_\gamma; \gamma)$ et $1 - T_p(L_\gamma; \gamma)$ sont donc les probabilités qu'une fourmi traverse la zone de tas selon la trajectoire γ en déposant ou prenant un cadavre. En remplaçant les probabilités de survie par leurs expressions nous

avons

$$P_d = \int d\gamma \, pdf_{\Gamma_d}(\gamma) \left(1 - \exp \left[-\frac{1}{c} \int_0^{L_\gamma} \nu_d(s(l'; \gamma)) dl' \right] \right) \quad (4.11)$$

$$P_p = \int d\gamma \, pdf_{\Gamma_p}(\gamma) \left(1 - \exp \left[-\frac{1}{c} \int_0^{L_\gamma} \nu_p(s(l'; \gamma)) dl' \right] \right) \quad (4.12)$$

ce qui peut encore s'écrire

$$P_d = \int d\gamma \, pdf_{\Gamma_d}(\gamma) \left(1 - \exp \left[-\frac{1}{c} L_\gamma \int_0^{L_\gamma} \frac{1}{L_\gamma} \nu_d(s(l'; \gamma)) dl' \right] \right) \quad (4.13)$$

$$P_p = \int d\gamma \, pdf_{\Gamma_p}(\gamma) \left(1 - \exp \left[-\frac{1}{c} L_\gamma \int_0^{L_\gamma} \frac{1}{L_\gamma} \nu_p(s(l'; \gamma)) dl' \right] \right) \quad (4.14)$$

P_d et P_p dépendent donc des distributions, sur toutes les traversées, des fréquences de dépôt et de prise moyennes sur une traversée (c'est-à-dire des distributions de $\int_0^{L_\gamma} \frac{1}{L_\gamma} \nu_d(s(l'; \gamma)) dl'$ et $\int_0^{L_\gamma} \frac{1}{L_\gamma} \nu_p(s(l'; \gamma)) dl'$) ainsi que de la distribution, sur toutes les traversées, de la longueur L_γ d'une traversée. Ici, des simplifications supplémentaires sont possibles :

- P_d et P_p sont relativement faibles (inférieures à 0.4). Dans une telle situation la linéarisation des exponentielles autour de 0 est une bonne première approximation, soit

$$P_d \approx \frac{1}{c} \int d\gamma \, pdf_{\Gamma_d}(\gamma) L_\gamma \int_0^{L_\gamma} \frac{1}{L_\gamma} \nu_d(s(l'; \gamma)) dl' \quad (4.15)$$

$$P_p \approx \frac{1}{c} \int d\gamma \, pdf_{\Gamma_p}(\gamma) L_\gamma \int_0^{L_\gamma} \frac{1}{L_\gamma} \nu_p(s(l'; \gamma)) dl' \quad (4.16)$$

- la distribution, sur toutes les traversées, de la longueur d'une traversée et des fréquences de dépôt et de prise moyennes sur une traversée sont suffisamment peu étalées pour pouvoir approximer la moyenne des produits sur toutes les traversées par les produits des moyennes sur toutes les traversées, soit

$$P_d \approx \frac{1}{c} \int d\gamma \, pdf_{\Gamma_d}(\gamma) L_\gamma \times \int d\gamma \, pdf_{\Gamma_d}(\gamma) \int_0^{L_\gamma} \frac{1}{L_\gamma} \nu_d(s(l'; \gamma)) dl' \quad (4.17)$$

$$P_p \approx \frac{1}{c} \int d\gamma \, pdf_{\Gamma_p}(\gamma) L_\gamma \times \int d\gamma \, pdf_{\Gamma_p}(\gamma) \int_0^{L_\gamma} \frac{1}{L_\gamma} \nu_p(s(l'; \gamma)) dl' \quad (4.18)$$

où on reconnaît les longueurs moyennes de traversée de dépôt et de prise, $E(L)_d$ et $E(L)_p$, ainsi que les moyennes, sur toutes les traversées et sur tous les points traversés pendant une traversée, des fréquences de dépôt et de prise. On peut donc écrire, en notant $pdf_{S_d}(s)$ et $pdf_{S_p}(s)$ les densités de probabilité du stimulus de perception ren-

contré pendant les expériences de prise et de dépôt (sur toutes les traversées et sur tous les points traversés pendant une traversée)

$$P_d \approx \frac{1}{c} E(L)_d \int_0^{+\infty} \nu_d(s) pdf_{S_d}(s) ds \quad (4.19)$$

$$P_p \approx \frac{1}{c} E(L)_p \int_0^{+\infty} \nu_p(s) pdf_{S_p}(s) ds \quad (4.20)$$

Ainsi, pour relier les probabilités de dépôt P_d et de prise P_p à $\nu_d(s)$ et $\nu_p(s)$, il suffit de connaître les longueurs moyennes des traversées, $E(L)_d$ et $E(L)_p$ et les distributions du stimulus de perception s sur toutes les traversées (et sur tous les points traversés au cours de chaque traversée), pdf_{S_d} et pdf_{S_p} .

Pour déterminer comment $E(L)_d$, $E(L)_p$, pdf_{S_d} et pdf_{S_p} évoluent avec la taille d'un tas, nous avons réalisé un code Monte Carlo qui simule ces grandeurs en générant des traversées selon le modèle de déplacement établi dans le Chap. 3 et rappelé au début de la présente section (notre modèle de référence avec une inversion de l'asymétrie pour $s > s^*$). Les tas ont aussi été modélisés exactement comme dans ce chapitre (cf. Sec. 3.8.5.3). Considérons d'abord le dépôt : la longueur moyenne de traversée $E(L)_{d,diff}$ correspondant à une marche aléatoire diffusive (de Pearson) peut être calculée en utilisant la propriété d'invariance de la Sec. 3.4.2.4 ($E(L, d)_{diff} = \frac{\pi S}{P}$ où $S \approx \pi R^2$ est la surface du tas quasi-circulaire et $P \approx \pi R$ son périmètre, R étant le rayon). La surface du tas S étant proportionnel au nombre de cadavres N sur le tas, $E(L)_{d,diff}$ varie donc en \sqrt{N} . Notre modèle de référence, parce qu'il inclut le suivi de bord, prédit cependant une longueur moyenne de traversée $E(L)_d$ quasi-constante (indépendante de la taille du tas, cf. Fig. 4.7a). Ainsi le seul facteur qui change entre les expressions des probabilités de dépôt P_d pour les différentes tailles de tas est la distribution $pdf_{S_d}(s)$ des stimuli s rencontrés, que nous avons caractérisé en simulant la distribution cumulée $cdf_{S_d}(s)$. La Fig. 4.7b montre qu'une fourmi rencontre des grandes valeurs de s plus souvent lors de la traversée de grands tas que lors de la traversée de petits tas. Par exemple, $s < 1$ est presque toujours le cas pour les petits tas (notamment $cdf_{S_d}(1) = 1$ pour la taille 1) alors que $s > 1$ est vrai 40% du temps lors de la traversée des grands tas ($cdf_{S_d}(1) \approx 0.6$ pour la taille 50). Cela montre que les grandes valeurs de s et donc la partie correspondante de la fonction $\nu_d(s)$ ont d'autant plus de poids que le tas est grand. Nous pouvons déduire de ce résultat le sens d'évolution de $\nu_d(s)$ (en supposant que la fonction est monotone) : pour que la probabilité de dépôt P_d augmente avec la taille des tas, comme nous l'observons expérimentalement, la fréquence de dépôt $\nu_d(s)$ doit nécessairement être une fonction croissante du stimulus s . Pour la prise, seule la partie d'une traversée dans la zone où $s > s^*$ compte (car $\nu_p(s) = 0$ si $s < s^*$) ce qui correspond à une petite zone près du tas et à une partie du tas lui-même. La longueur moyenne $E(L)_p$ de la partie de la

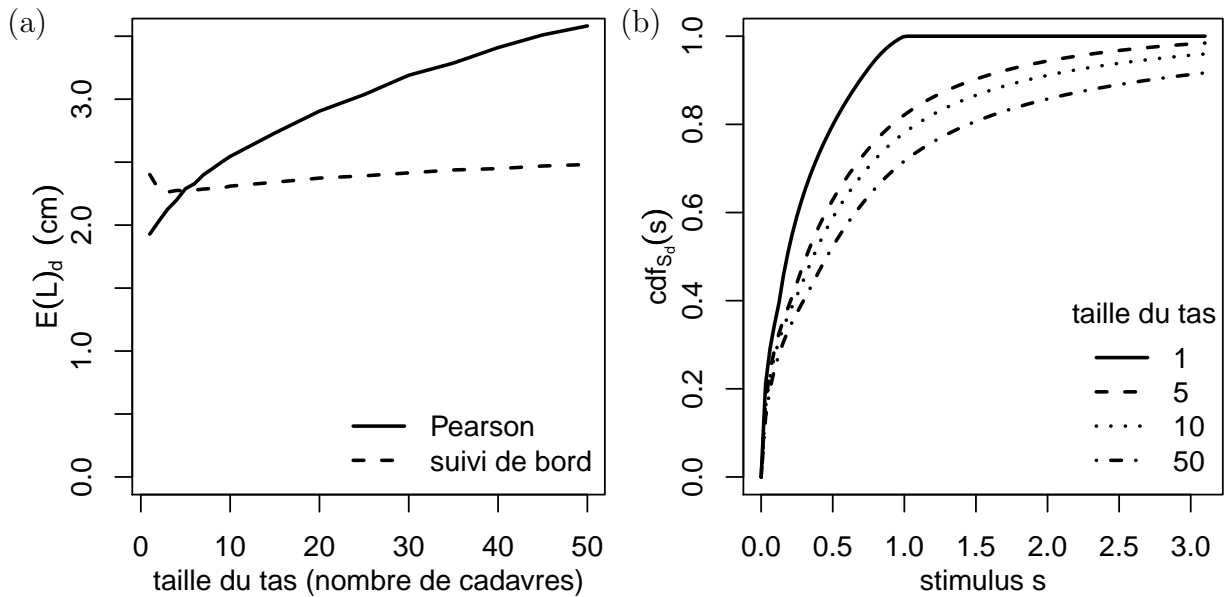


FIGURE 4.7: Caractérisation des traversées dans les expériences de dépôt. Pour le déplacement nous utilisons le modèle de suivi de bord ajusté dans la Sec. 3.8.6 et rappelé au début de la présente section (variante dans laquelle l'évitement du tas est représenté par une inversion de l'asymétrie de la fréquence de changement de direction $\nu(\theta)$). (a) Évolution de la longueur moyenne des traversées $E(L_d)$ avec la taille du tas. La longueur moyenne $E(L_d)$ est quasiment indépendante de la taille du tas en utilisant le modèle de suivi de bord alors qu'elle augmente avec la taille du tas en utilisant une marche aléatoire diffusive (de Pearson avec les paramètres correspondant au champ libre : $\frac{\nu}{c} = 66 \text{ m}^{-1}$, fonction de phase elliptique avec un cosinus moyen $g = 0.53$). (b) Distribution cumulée des stimuli de perception rencontrés $cdf_{S_d}(s)$. $cdf_{S_d}(s)$ est d'autant plus grand que le tas est grand et ceci quelque soit la valeur considérée du stimulus de perception s . Autrement dit, une fourmi rencontre plus souvent des stimuli de perception s élevés pour un grand tas que pour un petit tas.

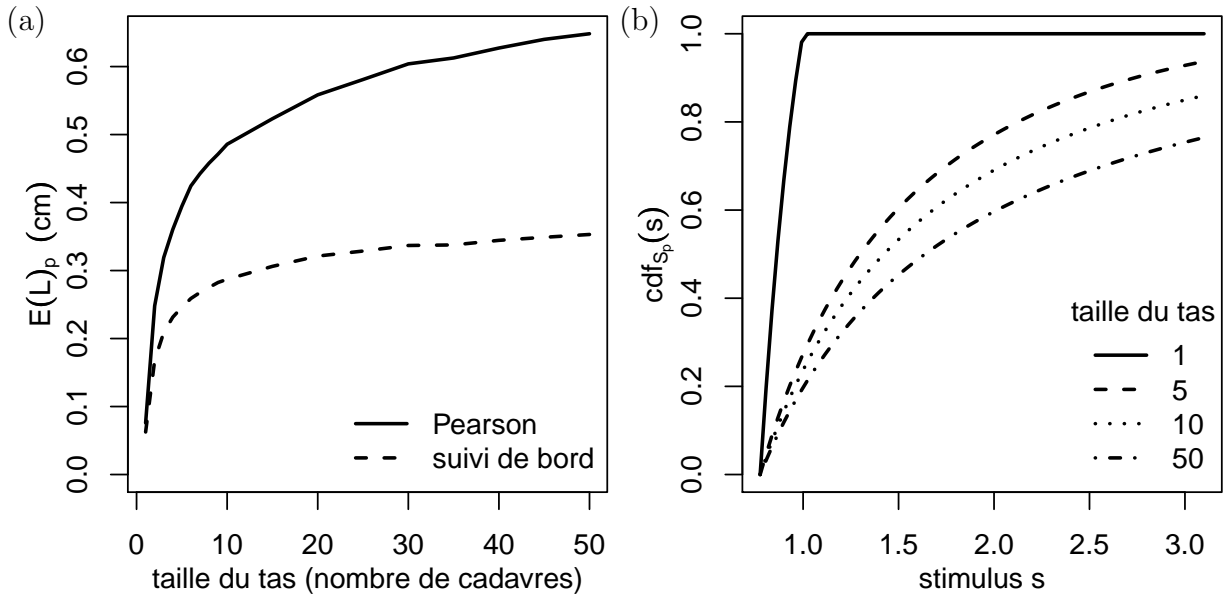


FIGURE 4.8: Caractérisation des traversées dans les expériences de prise. Seule la partie d'une traversée dans la zone près du tas où $s > s^*$, correspondant à la zone stimulante pour les prises, est considérée. Pour le déplacement nous utilisons notre modèle de suivi de bord. (a) Évolution de la longueur moyenne des traversées $E(L)_p$ avec la taille du tas. Contrairement aux expériences de dépôt, la longueur moyenne prédite par le modèle de suivi de bord augmente fortement avec la taille du tas (comme c'est aussi le cas pour une marche de Pearson). (b) Distribution cumulée des stimuli de perception rencontrés $cdf_{S_p}(s)$. Comme dans les expériences de dépôt, une fourmi rencontre dans cette zone plus souvent des stimuli de perception s élevés pour un grand tas que pour un petit tas.

traversée dans cette zone augmente fortement avec la taille du tas (elle est multipliée par 6 entre un cadavre isolé et un tas de 50 cadavres, cf. Fig. 4.8a). D'autre part, comme pour le dépôt, les grandes valeurs de s ont d'autant plus de poids que le tas est grand (cf. Fig. 4.8b). Ainsi, pour que la probabilité de prise P_p ne dépende pas de la taille du tas, comme nous l'observons expérimentalement, la fréquence de prise $\nu_p(s)$ doit être une fonction décroissante du stimulus de perception s .

4.4.2.2 Modèle quantitatif

Pour valider ces propositions qualitatives et quantifier les dépendances des fréquences de dépôt ν_d et de prise ν_p au stimulus de perception s , nous avons utilisé le même code Monte Carlo que celui précédemment mis en oeuvre pour déterminer $E(L)$ et $pdf(s)$. Ce code si-

mule, pour toutes les tailles de tas, les probabilités de dépôt P_d et de prise P_p correspondant à des fonctions $\nu_d(s)$ et $\nu_p(s)$ données. Nous n'utilisons plus les expressions simplifiées, dans lesquelles P_d dépendait uniquement de $\nu_d(s)$ et P_p uniquement de $\nu_p(s)$, mais résolvons les expressions intégrales complètes en tenant compte du couplage entre les dépôts et les prises. Pour valider les expressions des fonctions $\nu_d(s)$ et $\nu_p(s)$ et pour ajuster leurs paramètres, nous comparons les valeurs de P_d et P_p résultantes aux valeurs expérimentales. L'ajustement est mené de façon progressive, en considérant d'abord uniquement les dépôts, puis les dépôts et les prises couplés (comme expliqué dans le Chap. 2). L'essai de différentes formes mathématiques pour $\nu_d(s)$ et $\nu_p(s)$ nous conduit finalement à retenir les choix suivants :

$$\nu_d(s) = \begin{cases} \nu_{d,0} & \text{si } s < s_t \\ \nu_d(s_t) + a_1(s - s_t)^{a_2} & \text{sinon} \end{cases} \quad (4.21)$$

$$\nu_p(s) = \begin{cases} 0 & \text{si } s < s^* \\ \nu_p^* \exp[-a_3(s - s^*)] & \text{sinon} \end{cases} \quad (4.22)$$

où s_t et s^* sont les seuils de suivi de bord et d'évitement du bord définies dans le chapitre précédent (Sec. 3.8.5.2), soit $s_t = 0.002$ et $s^* = 0.76$. Le paramètre $\frac{\nu_{d,0}}{c} = 0.496 \text{ m}^{-1}$ a déjà été mesuré expérimentalement (cf. Fig. 4.5). Les paramètres restants $\frac{a_1}{c} = 28 \text{ m}^{-1}$, $a_2 = 2.1$, $\frac{\nu_p^*}{c} = 115 \text{ m}^{-1}$ et $a_3 = 10$ sont ajustés avec une procédure de moindres carrés pondérés par les écarts-types expérimentaux (nous n'utilisons pas P_d pour un tas 10 cadavres dans l'ajustement pour permettre un meilleur ajustement de l'écoulement d'air dans la Sec. 3.8.5.4). Les probabilités de dépôt P_d et de prise P_p obtenues par le calcul avec les expressions finalement retenues sont indiquées dans la Fig. 4.9. Notons que, comme dans le Chap. 2, les probabilités de dépôt et de prise sous-déterminent le modèle des fréquences de dépôt et de prise et donc d'autres choix auraient été possibles à condition de respecter le modèle quantitatif de la section précédente ($\nu_d(s)$ croissante et $\nu_p(s)$ décroissante). Pour comprendre l'effet du suivi de bord dans le phénomène d'agrégation, nous aurons besoin de comparer les dynamiques d'agrégation obtenues sans et avec suivi de bord. Nous inversons donc également les fonctions $\nu_d(s)$ et $\nu_p(s)$ sans suivi de bord en utilisant pour le déplacement une marche de Pearson comme en champ libre ($\nu = \nu_l$ et $p = p_l$) ce qui conduit à

$$\nu_d(s) = \begin{cases} \nu_{d,0} & \text{si } s < s_t \\ \nu_d(s_t) + b_2 \left[1 - \exp\left(-\frac{b_1}{b_2}(s - s_t)\right) \right] & \text{sinon} \end{cases} \quad (4.23)$$

$$\nu_p(s) = \begin{cases} \nu_p^* & \text{si } s < s^* \\ \nu_p^* \exp[-b_3(s - s^*)] & \text{sinon} \end{cases} \quad (4.24)$$

avec $\frac{b_1}{c} = 22 \text{ } m^{-1}$, $\frac{b_2}{c} = 33 \text{ } m^{-1}$, $\frac{\nu_p^*}{c} = 130 \text{ } m^{-1}$ et $b_3 = 10$ (cf. Fig. 4.10).

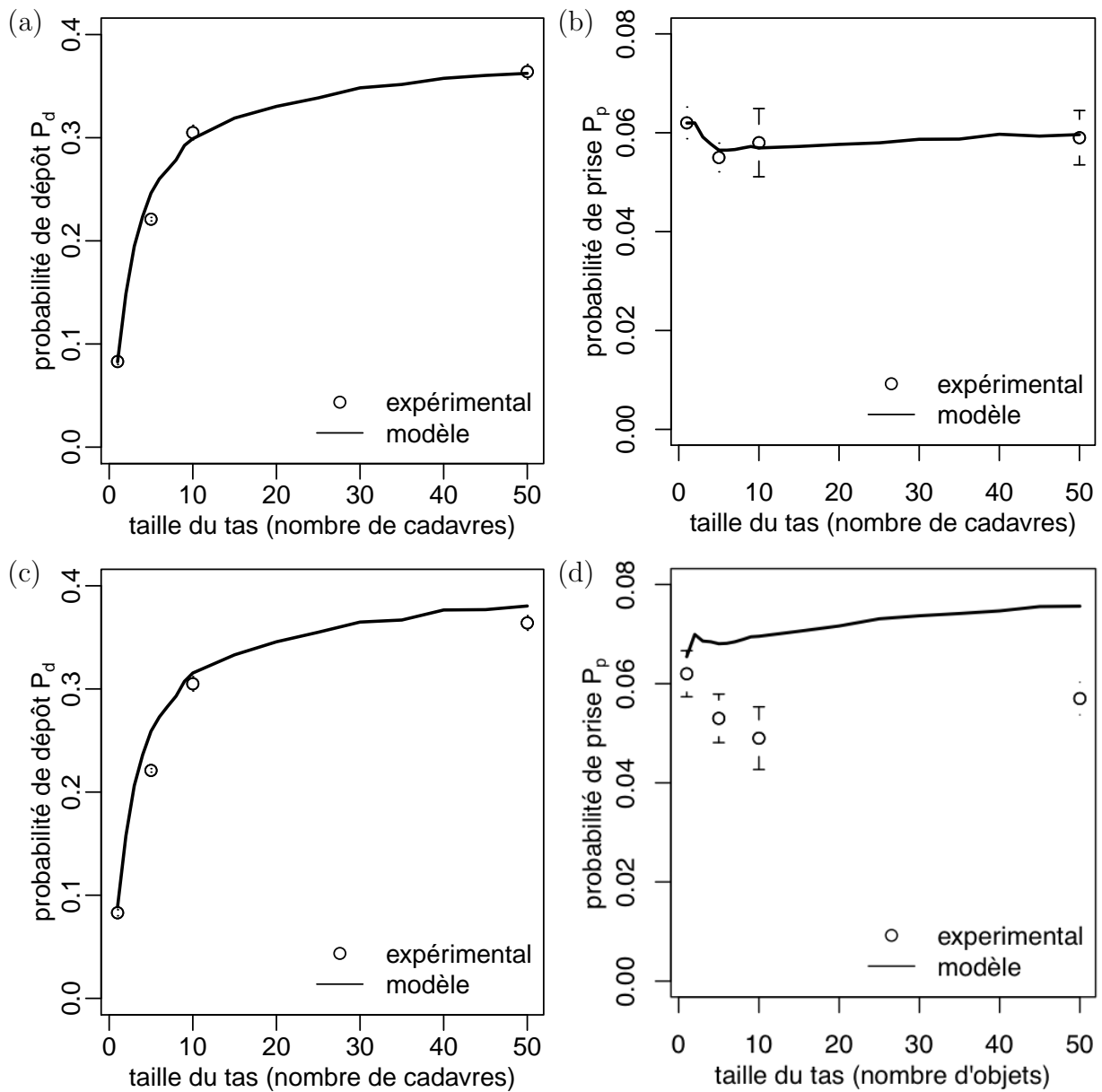


FIGURE 4.9: Inversion de la dépendance des fréquence de dépôt $\nu_d(s)$ et de prise $\nu_p(s)$ au stimulus de perception s à partir des probabilités de dépôt P_d et de prise P_p en utilisant pour le déplacement notre modèle de suivi de bord. (a) Probabilité de dépôt P_d . (b) Probabilité de prise P_p . Les figures c et d affichent respectivement les probabilités de dépôt et de prise obtenues avec les mêmes fonctions sans tenir compte du couplage entre les dépôts et les prises (le couplage correspond au fait que les probabilités de dépôt et de prise dépendent toutes les deux à la fois de $\nu_d(s)$ et de $\nu_p(s)$ ce qui traduit la possibilité qu'une fourmi puisse successivement déposer et prendre un cadavre au cours d'une même traversée de la zone de tas). La comparaison des figure a et c montre que le couplage a un effet négligeable pour les probabilités de dépôt alors que la comparaison des figures b et d indique l'importance du couplage pour les probabilités de prise.

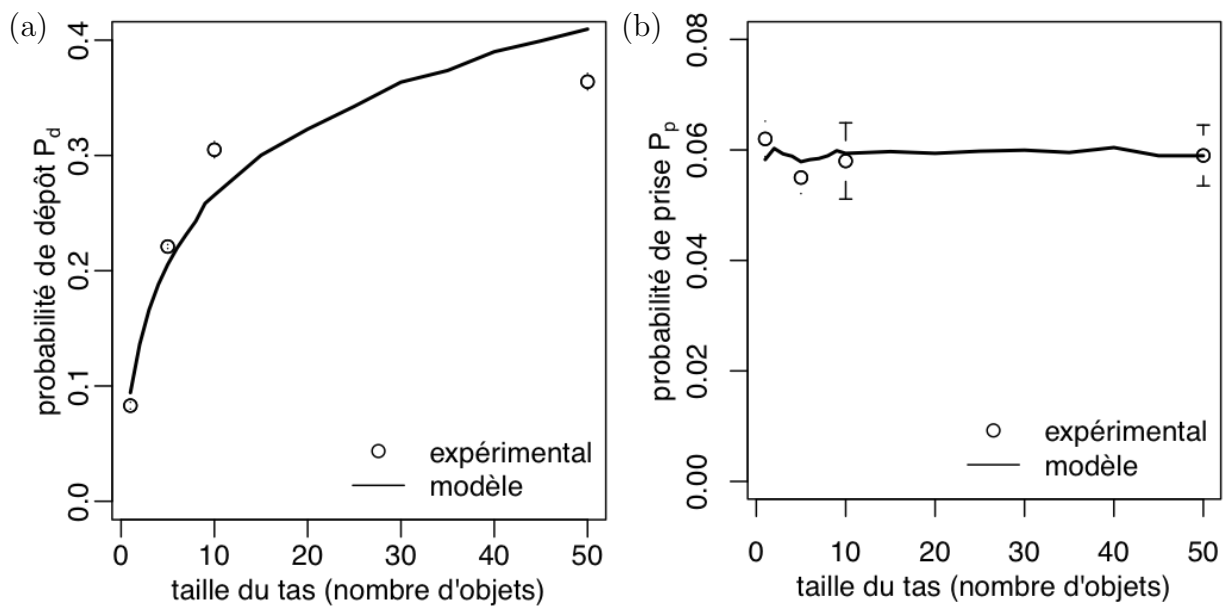


FIGURE 4.10: Inversion de la dépendance des fréquence de dépôt $\nu_d(s)$ et de prise $\nu_p(s)$ au stimulus de perception s à partir des probabilités de dépôt P_d et de prise P_p en utilisant pour le déplacement la marche de Pearson du champ libre. (a) Probabilité de dépôt P_d . (b) Probabilité de prise P_p .

4.5 Validation du modèle d'agrégation

4.5.1 Résolution du modèle

Pour valider notre modèle d'agrégation (composé des modèles du déplacement, du dépôt et de la prise) nous simulons la dynamique d'agrégation résultante et la quantifions en utilisant les observables d'agrégation introduites dans la Sec. 4.3 (évolution temporelle du nombre de tas et de leur surface totale). Ces observables peuvent ensuite être comparées aux résultats expérimentaux. Pour cela nous implémentons des simulations Monte Carlo (non linéaires) dans lesquelles les trajectoires de toutes les fourmis sont générées selon le modèle en mettant à jour le champ de cadavres en fonction des événements de dépôt et de prise. Notons que ces trajectoires sont couplées entre elles puisque le comportement d'une fourmi à un instant t dépend du champ de cadavres actuel dans son voisinage, qui est le résultat du comportement antérieur de toutes les fourmis (on parle d'interactions indirectes entre les fourmis). Techniquement ce couplage implique que les trajectoires ne peuvent pas être simulées indépendamment les unes après les autres mais doivent être toutes simulées en parallèle. Pour cela le temps est discrétisé en pas suffisamment petits pendant lesquels le champ de cadavres peut être considéré inchangé et donc les morceaux des trajectoires associés indépendantes les unes des autres. En sortie chaque simulation fournit à chaque pas de temps le champ des positions $\{\mathbf{x}_i\}$ des barycentres de tous les cadavres. Nous calculons ensuite à partir des champs de cadavres $\{\mathbf{x}_i\}$ les observables d'agrégation et les moyennons sur l'ensemble des répliques d'une simulation. Le calcul de ces observables nécessite de définir la forme d'un cadavre. Par souci de simplicité nous optons pour un disque de rayon $R_{cadavre} = 2 \text{ mm}$.

4.5.2 Prédiction du modèle

Nous commençons par simuler le modèle d'agrégation utilisant la marche de Pearson du champ libre (avec le modèle des dépôts et des prises que nous venons d'inverser dans la section qui précède). Les photos du champ de cadavres simulé avec ce modèle diffusif à différents instants du processus d'agrégation montrent que les zones agrégées sont plus nombreuses et plus denses que celles observées expérimentalement (Fig. 4.11a-b). Ces différences sont observables pour toute la durée du processus d'agrégation mais sont particulièrement fortes pour la phase initiale. Nos observables d'agrégation (évolution temporelle du nombre moyen de tas et de la surface totale des tas, Fig. 4.11c) rendent bien compte du premier constat : le

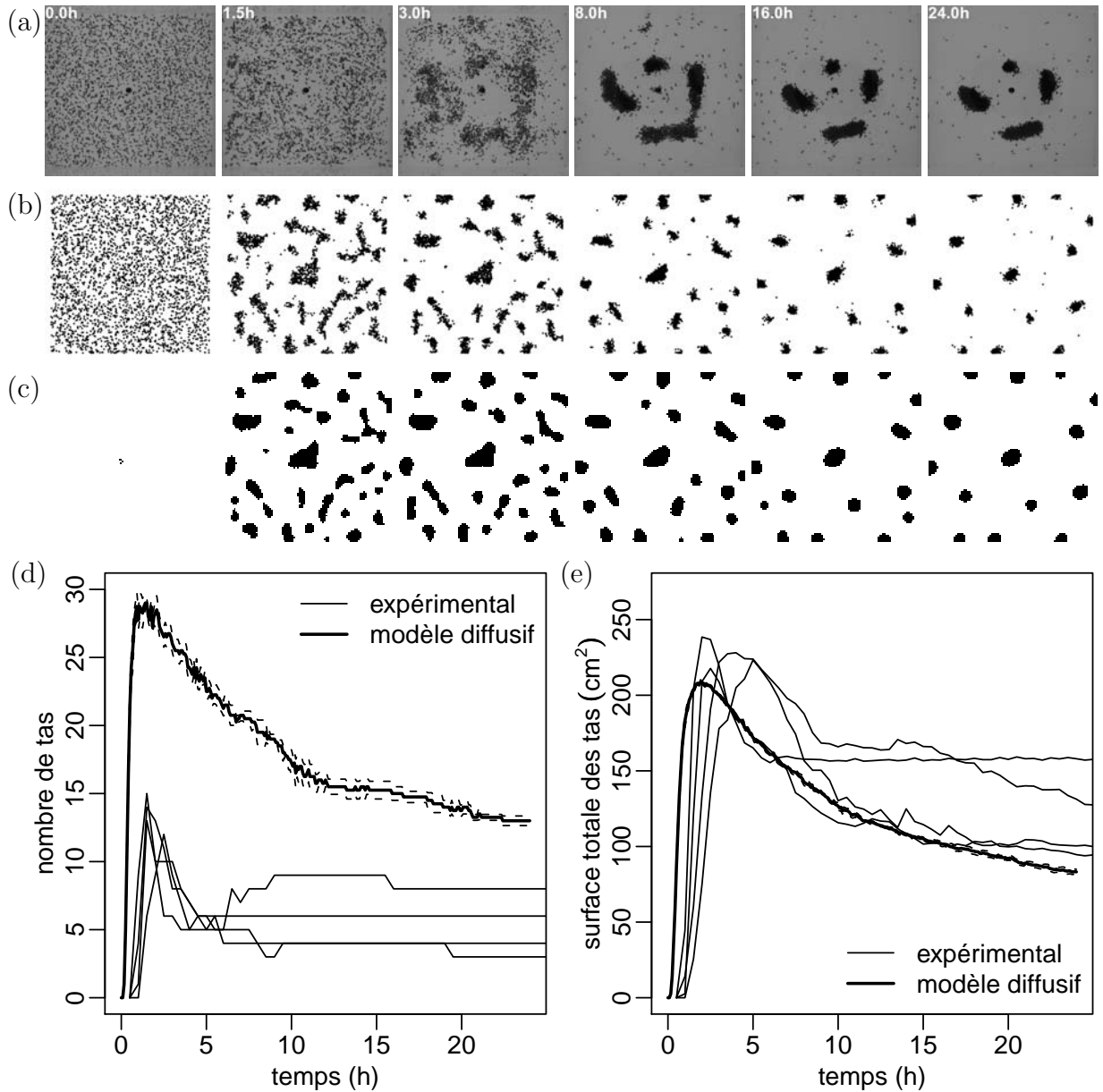


FIGURE 4.11: Prédications du modèle d'agrégation en utilisant pour le déplacement la marche aléatoire de Pearson du champ libre. (a) Photos d'une répllication expérimentale (rappelés à titre indicatif). (b) Photos du champ de cadavres simulé à différents instants du processus d'agrégation ($t=0, 1.5, 3, 8, 16$ et 24 h) pour une répllication de la simulation du modèle. (c) Repérage des tas pour cette répllication (cf. Sec. 4.3.2). Les figures indiquent les zones où la densité moyenne de cadavres $\bar{\eta}_{cadavre}$ est plus grande que $\bar{\eta}_{cadavre}^*$. Les tas sont les zones dont la surface est supérieure à Σ^* . (d-e) Observables d'agrégation obtenues avec ce modèle (4 répllications).

nombre de tas moyen est environ deux fois plus élevé pendant toute la durée de l'expérience (le nombre de tas maximal atteint après environ deux heures est 30 selon le modèle diffusif contre 10-15 dans les expériences et le nombre de tas final après 24 heures est 13 selon le modèle diffusif contre 3-8 dans les expériences). Mais le deuxième constat (zones agrégées trop denses) n'est pas exprimé par les observables : les surfaces totales des tas observées expérimentalement et prédites par le modèle diffusif sont très similaires. Il est pourtant évident (en comparant les photos) que les tas prédits par le modèle diffusif sont plus denses. Pour comprendre la raison de cette incapacité de nos observables à rendre compte de cette différence de densité il faut analyser notre définition d'un tas (Sec. 4.3.2) : cette définition est appuyée sur le champ $\bar{\eta}_{cadavre}$, qui est en tout point la densité moyenne de cadavres dans un disque de rayon $R = 1$ cm autour de ce point. Cette prise de moyenne a pour effet d'agrandir les tas lorsqu'ils sont denses et petits comme dans le cas du modèle diffusif (Fig. 4.11c). Il n'est donc pas étonnant qu'en utilisant cette définition, la surface totale des tas prédits par le modèle diffusif soit proche de la celle des tas expérimentaux alors que nous savons que la surface réelle des zones agrégées est plus petite (cf. photos). Il serait souhaitable de disposer d'une définition d'un tas qui soit plus en phase avec notre intuition mais, malgré quelques test réalisés, nous n'avons pas encore réussi à trouver une définition satisfaisante de ce point de vue et ceci reste donc une question ouverte à l'issue de cette thèse. Tout au long de ce chapitre, il faudra donc être prudent lorsqu'il s'agira d'interpréter les observables d'agrégation obtenues expérimentalement ou par simulation d'un modèle et nous préférons pour cette raison autant que possible nous référer directement aux photos des champs de cadavres. En ce qui concerne le modèle diffusif, retenons de notre analyse que les dynamiques d'agrégation prédites sont très différentes des dynamiques expérimentales, tant au niveau du nombre de tas que de la densité des zones agrégées, et ce dès les premiers instants. Nous avons ici négligé le suivi de bord (en utilisant une marche de Pearson dans tout le champ). Le désaccord observé au niveau des dynamiques d'agrégation nous a conduit à faire l'hypothèse que le suivi de bord pourrait jouer un rôle fondamental dans le processus d'agrégation (le suivi de bord autour des tas établis observables aux temps avancés mais aussi la modulation locale du déplacement par le champ de cadavres dispersé de la phase initiale). C'est cette hypothèse qui a motivée tout notre travail de modélisation du suivi de bord dans le Chap. 3.

Simulons maintenant le modèle d'agrégation avec suivi de bord (le modèle de suivi de bord de référence avec le modèle des dépôts et des prises inversé dans la section qui précède, nous appelons l'ensemble de ces deux modèles le modèle "sans seuil" par opposition au modèle de suivi de bord "à seuil" que nous introduirons dans la suite). Les dynamiques d'agrégation sont effectivement modifiées dans le sens des observations expérimentales, avec des zones agrégées moins nombreuses et plus étalées (cf. Fig. 4.12), ce qui est une première

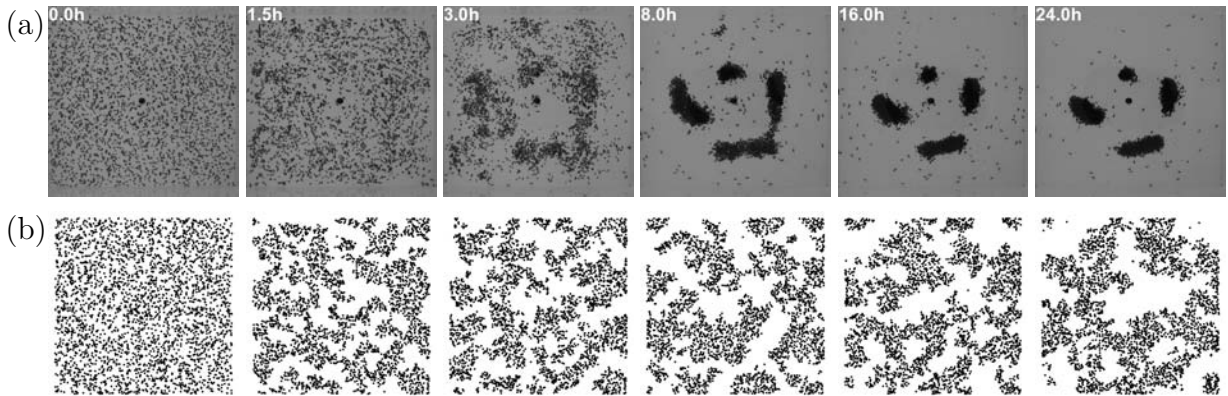


FIGURE 4.12: Prédiction du modèle d'agrégation en utilisant pour le déplacement le modèle de suivi de bord sans seuil. (a) Photos d'une réplique expérimentale (rappelés à titre indicatif). (b) Photos du champ de cadavres simulé à différents instants du processus d'agrégation ($t=0, 1.5, 3, 8, 16$ et 24 h) pour une réplique de la simulation du modèle.

confirmation de l'importance du suivi de bord dans le contexte de l'agrégation de cadavres. Cependant les tas sont maintenant plus étalés qu'expérimentalement (nous ne calculons pas les observables d'agrégation pour ce modèle car elles n'ont pas de sens pour des structures aussi peu denses). Ceci n'est pas surprenant puisque ce modèle sans seuil est sous-déterminé par les observables expérimentales utilisées lors de son inversion et résulte donc de plusieurs choix motivés par leur simplicité dont la pertinence peut être discutée (cf. Sec. 3.8.8). De plus nous avons négligé un certain nombre de mécanismes considérés comme secondaires. De ce fait des choix de modélisation différents, également pertinents d'un point de vue biologique, peuvent modifier significativement les dynamiques d'agrégation. Par exemple nous avons, dans le Chap. 3, inversé le modèle de suivi de bord en utilisant uniquement des trajectoires de fourmis autour de cadavres isolés ou autour de tas circulaires. Comme ces configurations correspondent toutes à des "qualités" $\|\mathbf{B}\|$ très voisines (proches de 1) nous avons choisi de ne pas utiliser la "qualité" tant qu'il n'a pas d'indications expérimentales en sa faveur ($\|\mathbf{B}\| = 1$ lorsque tous les cadavres sont situés dans la même direction par rapport à la fourmi, $\|\mathbf{B}\| = 0$ lorsque la distribution des cadavres est parfaitement symétrique et $\|\mathbf{B}\|$ peut donc être interprétée comme la "qualité" du bord perçu, cf. Sec. 3.8.8 pour une discussion plus détaillée). Dans le modèle d'agrégation "sans seuil", nous utilisons ce modèle sans effet de la "qualité" pour représenter le déplacement d'une fourmi. Or lors de la phase initiale du processus d'agrégation, le champ de cadavres est très dispersé et les fourmis rencontrent fréquemment des "qualités" différentes ($\|\mathbf{B}\| < 0.8$). C'était la raison pour laquelle nous avons introduit dans la Sec. 3.8.8 le modèle de suivi de bord "à seuil" qui postule un

effet de la “qualité” sur la distance seuil d'évitement du bord δ^* , de telle sorte qu'une fourmi s'approche d'avantage d'un cadavre lorsque le champ de cadavres est dispersé. Ce modèle à seuil devrait conduire à l'émergence de germes plus denses lors de la phase initiale que le modèle sans seuil. Un deuxième exemple de choix dont il faudrait mesurer l'importance concerne la modélisation du dépôt : nous avons postulé qu'un cadavre est déposé au point où se situe la fourmi au moment de la décision de déposer. Il est cependant tout à fait possible qu'une fourmi déposant un cadavre le “cale” contre les cadavres dans son voisinage. Ce mécanisme conduirait probablement à des tas plus denses et donc plus proches des observations expérimentales. En effet, il est logique que notre modèle sans seuil ne peut pas conduire à des tas très denses car la combinaison de la distance seuil d'évitement du bord δ^* et du dépôt exactement à la position où se situe la fourmi impose une distance minimale entre les différents cadavres déposés. Enfin nous n'avons pas tenu compte du suivi du bord d'arène (en utilisant simplement une réflexion spéculaire sur les bords) car notre motivation est avant tout d'étudier l'interaction du déplacement avec les structures agrégatives (le suivi de bord induit par les cadavres eux-mêmes) et que nous ne disposons pas de données expérimentales suffisantes pour étudier le suivi de bord d'arène (cf. Sec. 3.7).

Nous avons simulé les dynamiques d'agrégation en utilisant le modèle de suivi de bord à seuil. Puisque, pour les tas circulaires utilisés pour l'ajustement du modèle des dépôts et des prises, le déplacement résultant du modèle à seuil est inchangé par rapport au modèle sans seuil (cf. Sec. 3.8.8), les paramètres du modèle des dépôts et des prises sont aussi inchangés. Le modèle à seuil conduit aux dynamiques d'agrégation illustrées par les photos de la Fig. 4.13. La comparaison visuelle avec les photos du champ de cadavre résultant du modèle seuil (Fig. 4.12) indique que la principale différence est une augmentation de la densité des zones agrégées (ce qui est bien l'objectif recherché). Considérons d'abord les structures obtenues en fin d'expérience (après 24 heures). On observe un nombre de tas similaire à celui obtenu expérimentalement ce qui est confirmé par les observables (8 tas en moyenne). Les tas sont plus denses qu'avec le modèle seuil mais restent plus étalés que dans les expériences ce qui est aussi confirmé par les observables puisque la surface totale des tas est trop élevée (environ d'un facteur deux). Rappelons que le bon accord obtenu entre la surface résultant du modèle diffusif et la surface observée expérimentalement ne signifie pas que le modèle diffusif reproduit mieux la densité des tas que le modèle à seuil mais que ce bon accord est uniquement dû à notre définition d'un tas. Considérons maintenant la phase initiale du processus d'agrégation (les 3 premières heures). Encore une fois, l'observation des photos montre que les zones agrégées ont une densité très similaire à celle observée dans les expériences (en tout cas l'accord est largement meilleur qu'il ne l'est pour le modèle diffusif). Comme dans les expériences, ces zones agrégées sont allongées. Leur nombre est plus élevé

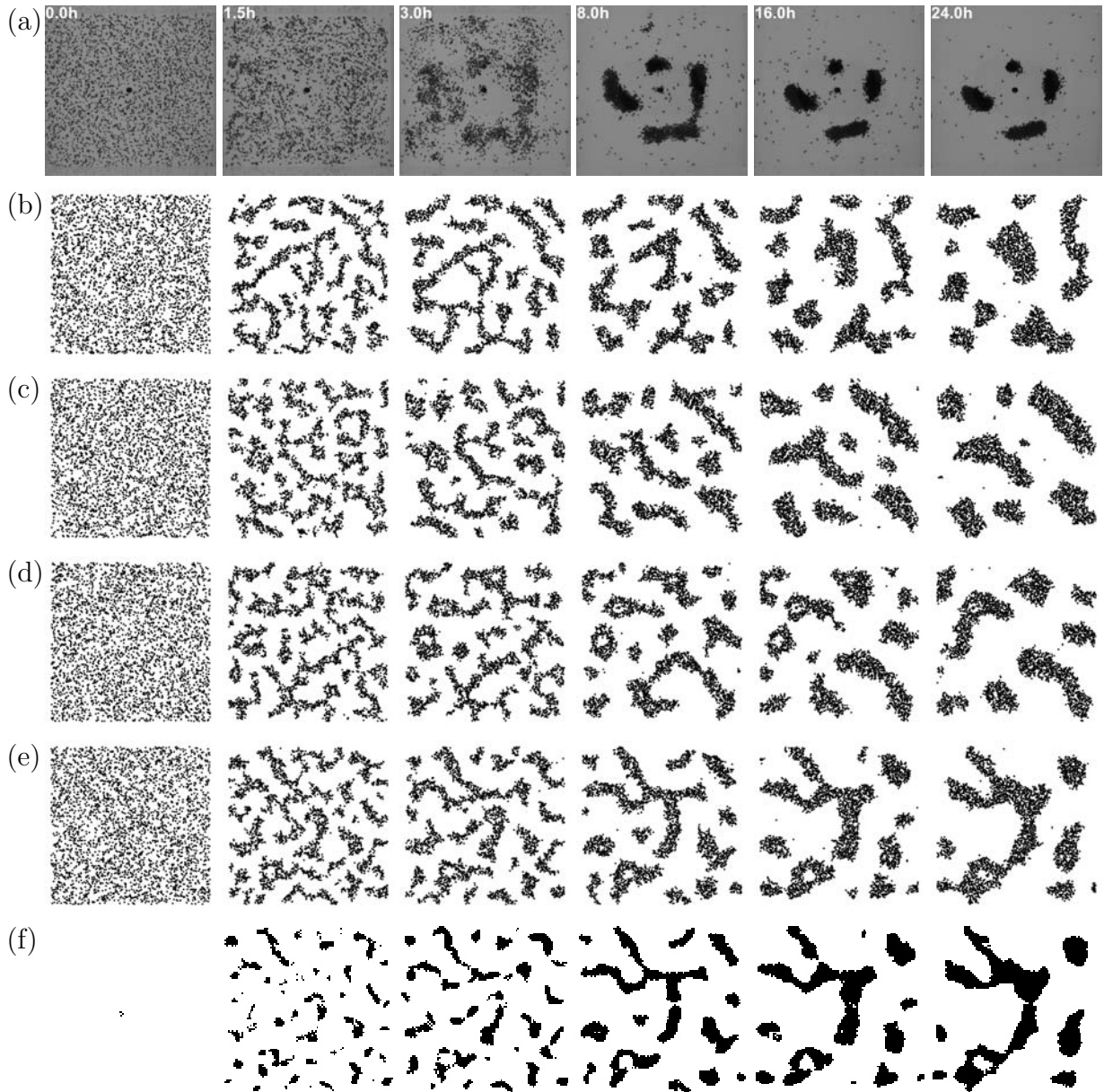


FIGURE 4.13: Prédications du modèle d'agrégation en utilisant pour le déplacement le modèle de suivi de bord "à seuil" (1). (a) Photos d'une réplication expérimentale (rappelés à titre indicatif). (b-e) Photos du champ de cadavres simulé à différents instants du processus d'agrégation ($t=0, 1.5, 3, 8, 16$ et 24 h) pour 4 réplications de la simulation du modèle. (f) Repérage des tas pour la réplication e (cf. Sec. 4.3.2). Les figures indiquent les zones où la densité moyenne de cadavres $\bar{\eta}_{cadavre}$ est plus grande que $\bar{\eta}_{cadavre}^*$. Les tas sont les zones dont la surface est supérieure à Σ^* .

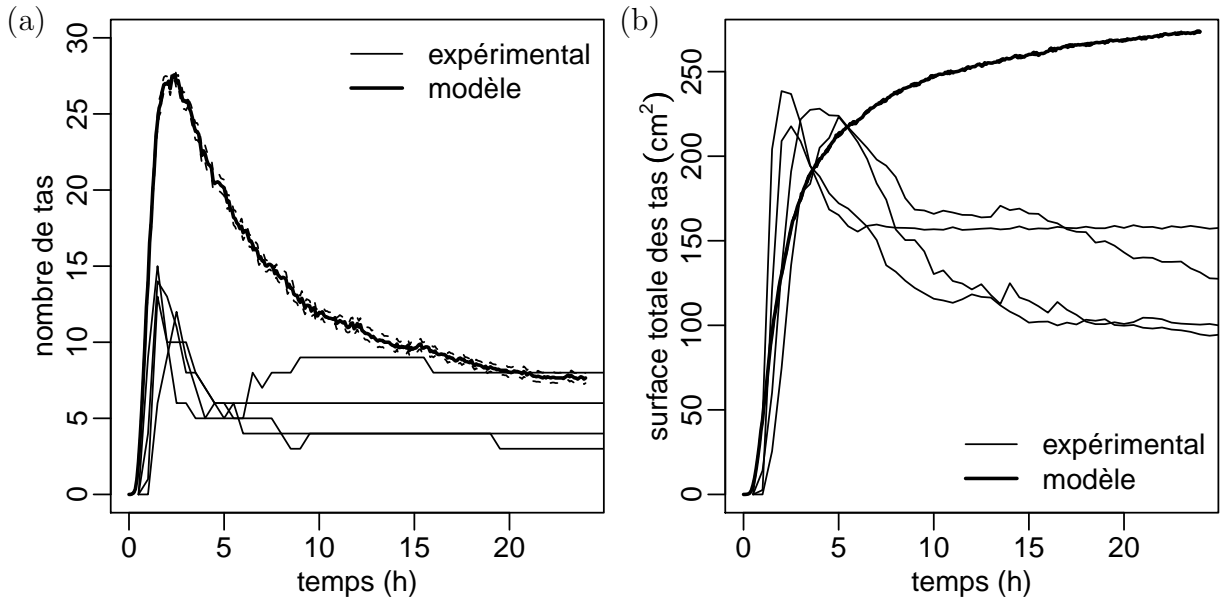


FIGURE 4.14: Prédiction du modèle d'agrégation en utilisant pour le déplacement le modèle de suivi de bord "à seuil" (2). Ces figures indiquent les observables d'agrégation correspondants aux photos de la Fig. 4.13 : l'évolution temporelle moyenne pendant 24 heures du nombre de tas et de la surface totale des tas (26 réplifications).

que dans les expériences mais est nettement plus petit qu'avec le modèle diffusif. Cependant nos observables ne rendent compte de ces observations que partiellement : la surface totale des tas dans la première phase d'agrégation est effectivement proche de la surface observée expérimentalement (ce qui traduit ici le fait que la densité est similaire, alors que nous avons vu que cette interprétation n'était pas possible pour le modèle diffusif). Mais le pic du nombre de tas moyen résultant du modèle à seuil est, avec notre définition d'un tas, aussi élevé que pour le modèle diffusif. Ceci ne remet pas en cause la proximité des structures observées avec le modèle à seuil et dans les expériences (qui est évidente en comparant les photos) mais rend par contre nécessaire une réflexion sur la définition des observables : les zones agrégées allongées et de faible densité prédites par le modèle à seuil dans la phase initiale ne sont pas repérées comme un seul tas, mais coupées en une multitude de petits tas à cause du seuil $\bar{\eta}_{cadavre}^*$ utilisé lors de la définition des tas (cf. Fig. 4.13f). Le modèle diffusif prédit des zones agrégées denses dès la phase initiale et il n'y a alors pas ce découpage (cf. Fig. 4.11c). Au final le nombre de tas déterminé en utilisant notre définition est le même pour le modèle à seuil et le modèle diffusif, mais l'interprétation n'a rien à voir.

Nous arrivons donc à la conclusion que la prédiction des structures finales obtenues après

24 heures est meilleure avec le modèle à seuil, utilisant notre modèle de suivi de bord, qu'avec le modèle diffusif, utilisant une marche de Pearson (puisque le nombre de tas prédit par le modèle est proche de l'expérimental et que la densité prédite, bien que trop faible, n'est pas moins bonne que celle, trop forte, prédite par le modèle diffusif). Mais on retiendra surtout que le modèle à seuil permet d'expliquer les structures formées lors de la phase initiale (puisque leur densité et leur nombre sont comparables aux observations expérimentales, même si l'accord n'est pas encore parfait, alors qu'elles étaient beaucoup trop nombreuses et trop denses avec le modèle diffusif). Ce résultat montre l'importance du phénomène de suivi de bord dans la phase initiale, ce qui n'était pas connu avant notre étude. L'accord des prédictions du modèle à seuil avec les résultats expérimentaux est à nos yeux satisfaisant étant donné les "degrés de liberté" qui restent dans le modèle (concernant par exemple la position de dépôt). Il serait possible de jouer sur ces degrés de liberté pour obtenir un meilleur ajustement, mais, sans validation expérimentale des nouveaux mécanismes comportementaux que cela nécessiterait, le modèle résultant ne permettra pas des conclusions solides (cf. Chap. 2). Pour pouvoir aller plus loin, il faudrait donc commencer par réaliser des expériences supplémentaires dédiées par exemple à une étude de l'effet de la "qualité" sur le déplacement. Dans ces expériences, il est important d'utiliser aussi des configurations à faible densité de cadavres, représentatives du champ de cadavres dispersé rencontré lors de la phase initiale du processus d'agrégation. La mise en oeuvre d'une nouvelle campagne expérimentale ne fait pas partie de l'objectif de cette thèse et elle n'est probablement pas nécessaire pour la démonstration de principe que nous cherchons à faire avec cette étude du phénomène d'agrégation de cadavres. Par contre nos constats seront utiles pour nos projets futurs d'étudier les phénomènes de construction de nids chez les fourmis ou les termites en nous aidant à concevoir les protocoles expérimentaux, puisqu'ils montrent clairement la nécessité de concevoir les dispositifs expérimentaux en partant de l'énoncé du modèle, et l'utilité d'avoir conçu intégralement au préalable la démarche d'inversion pour définir l'espace des conditions stimulantes les plus informatives pour tester efficacement les hypothèses envisagées.

4.6 Modélisation de l'interaction du processus d'agrégation avec un écoulement d'air de faible vitesse

4.6.1 Étude expérimentale

Configuration expérimentale. Jost et coll. [19] ont étudié expérimentalement l'effet d'un écoulement laminaire d'air de faible vitesse sur les dynamiques d'agrégation en réalisant en présence d'un écoulement d'air des expériences similaires à celles décrites dans la Sec. 4.3. Pour cela, l'arène expérimentale (identique à celle utilisée en absence d'écoulement d'air) est une chambre dont tous les murs et le sol sont thermorégulés. L'écoulement d'air est créé par convection naturelle en imposant un écart de température (15°C) entre deux murs de la chambre (en gardant la température des deux autres murs et du sol de la chambre à une température intermédiaire de 23°C , cf. Fig. 4.15a). En absence de cadavres, cette configuration induit un écoulement d'air laminaire stable le long du sol, du mur froid vers le mur chaud. La température d'air est quasiment uniforme à 23°C (ce qui est très proche de la température de 25°C que nous avons dans les expériences sans écoulement d'air). Le champ de vitesse dans l'arène expérimentale a été déterminé par une simulation numérique (cf. Fig. 4.15b). Nous verrons que dans notre modèle, l'écoulement d'air interviendra uniquement à travers son module de vitesse $\|\mathbf{u}_{air}\|$ à l'altitude 3.5 mm au dessus du sol (hauteur des antennes des fourmis). Dans les trois quarts de l'arène du côté de la plaque chaude (zone 1), $\|\mathbf{u}_{air}\|$ est quasiment uniforme et vaut environ $1\text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$. Dans le quart restant (zone 2) elle se situe entre 2 et $6\text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$ (la moyenne est environ $3\text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$). 15 réplifications expérimentales ont été réalisées, et comme en absence d'écoulement d'air nous ne considérons ici que les 6 réplifications pour lesquelles il n'y a pas d'agrégats en contact avec le bord à la fin de l'expérience (après 24 heures). Il a été vérifié dans une expérience de contrôle (sans fourmis) que l'écoulement d'air est trop faible pour pouvoir “mécaniquement” déplacer les cadavres.

Dynamiques d'agrégation. La présence de l'écoulement d'air ne modifie pas significativement les évolutions temporelles du nombre de tas et de la surface totale des tas (cf. Fig. 4.17a-b et f-g). Cependant les dynamiques d'agrégation observées sont tout de même qualitativement différentes : en effet les tas de cadavres formés s'allongent et leurs barycentres migrent lentement dans le sens de l'écoulement. Pour quantifier ces observations nous avons calculé l'évolution temporelle de l'allongement moyen des tas dans la direction de l'écoulement et du déplacement du barycentre du tas dans le sens de l'écoulement. L'allongement d'un tas est défini comme le rapport entre la longueur (dans le sens de l'écoulement) et la lar-

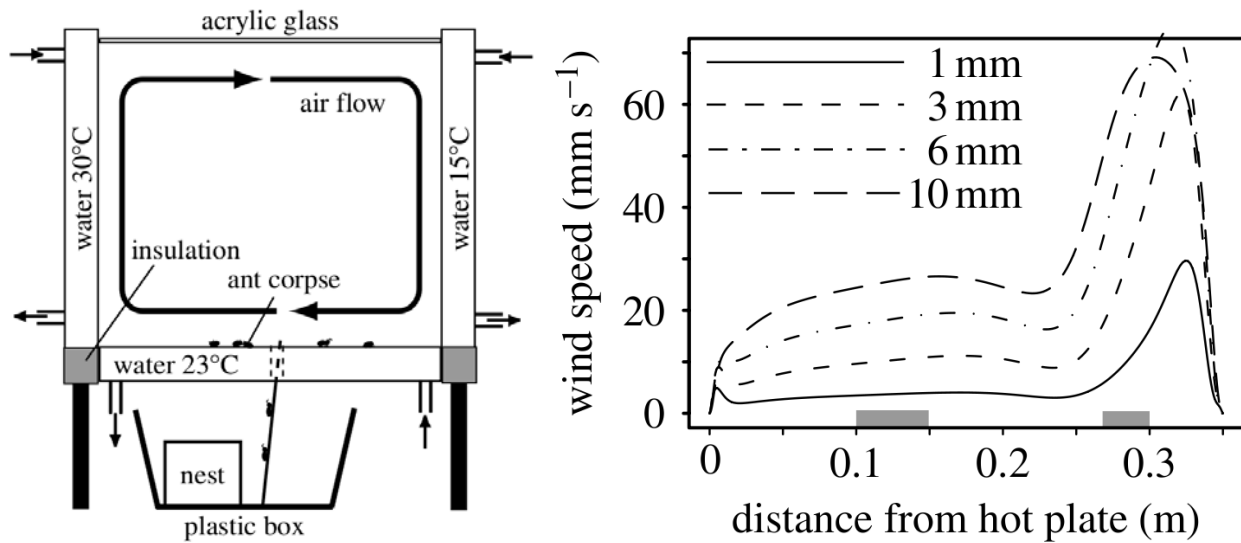


FIGURE 4.15: (a) Configuration expérimentale : une arène à parois thermorégulées. La température dans l'arène doit être maîtrisée car le comportement des fourmis y est sensible et car cela permet de créer l'écoulement d'air par convection naturelle. (b) Profil de l'écoulement d'air à différentes hauteurs dans l'arène expérimentale déterminé par simulation numérique avec le logiciel Fluent [19]. Dans notre modèle, les fourmis perçoivent le module de vitesse $\|\mathbf{u}_{air}\|$ à l'altitude 3.5 mm au dessus du sol. Nous pouvons définir deux zones : la zone 1, correspondant aux trois quarts de l'arène du côté de la plaque chaude, dans laquelle $\|\mathbf{u}_{air}\| \approx 1 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$ et la zone 2, correspondant au quart de l'arène près de la plaque froide, où $\|\mathbf{u}_{air}\| \approx 3 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$ (avec une variation entre 2 et 6 $\text{cm} \cdot \text{s}^{-1}$). Les rectangles grisés indiquent l'emplacement des tas utilisés pour mesurer les probabilités de dépôt et de prise. Cette figure a été reprise de Jost et coll. [19].

geur (perpendiculaire à l'écoulement) du rectangle circonscrit à ce tas. Sans écoulement d'air il n'y a ni allongement ni déplacement des tas (l'allongement moyen est 1 et le déplacement est nul). Avec écoulement d'air, l'allongement varie pendant toute la durée de l'expérience entre 1.5 et 2 (il augmente légèrement au cours du temps) et il y a un déplacement continu au cours du temps qui atteint 20-30 mm après 24 heures (cf. Fig. 4.17c-e et h-j).

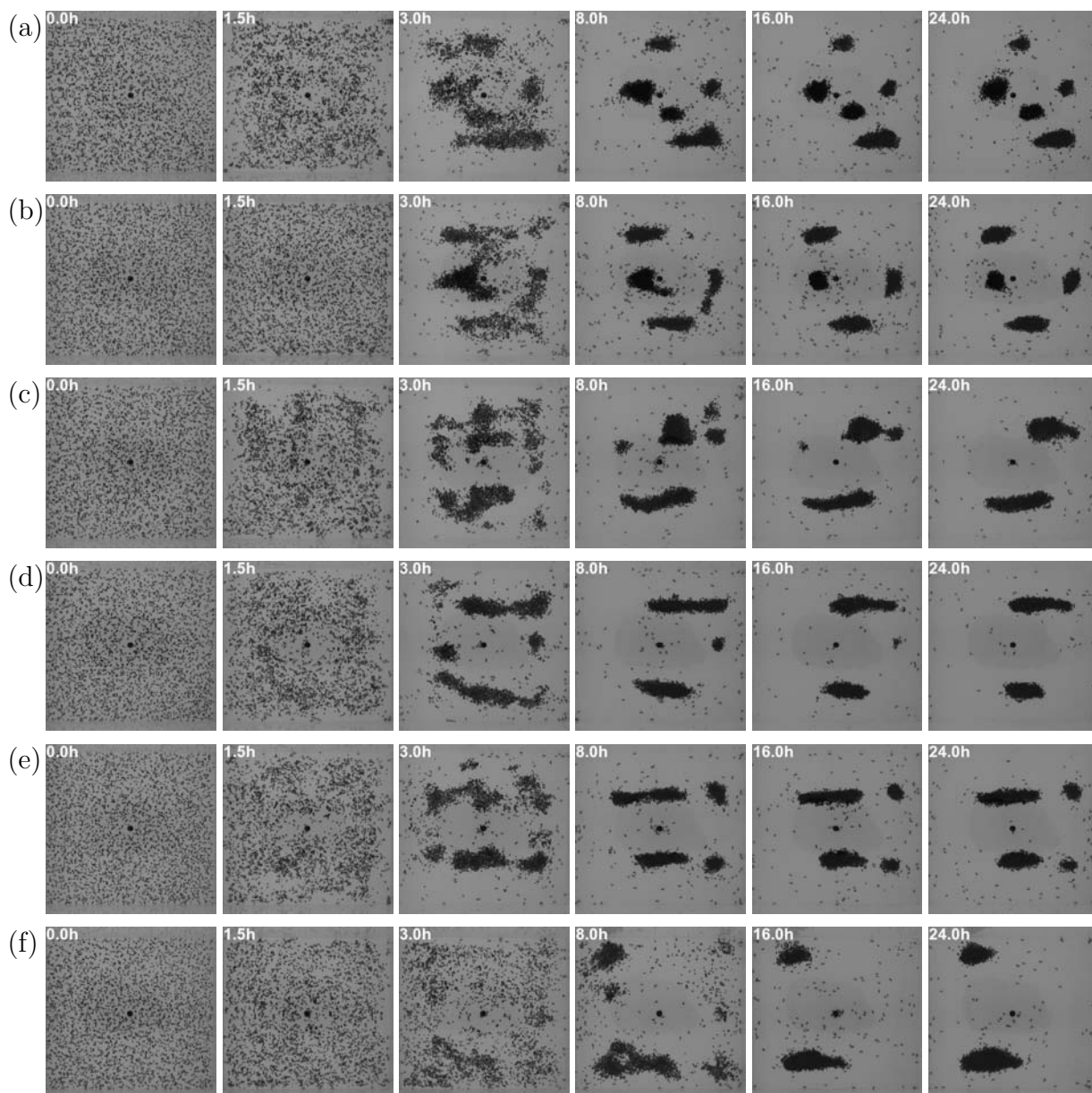


FIGURE 4.16: Photos du champ de cadavres dans l'arène expérimentale avec un écoulement d'air (de gauche à droite) à différents instants du processus d'agrégation ($t=0, 1.5, 3, 8, 16$ et 24 h), pour les 6 répliques de l'expérience (retenues pour notre étude) dans lesquelles les agrégats se forment loin des bords de l'arène.

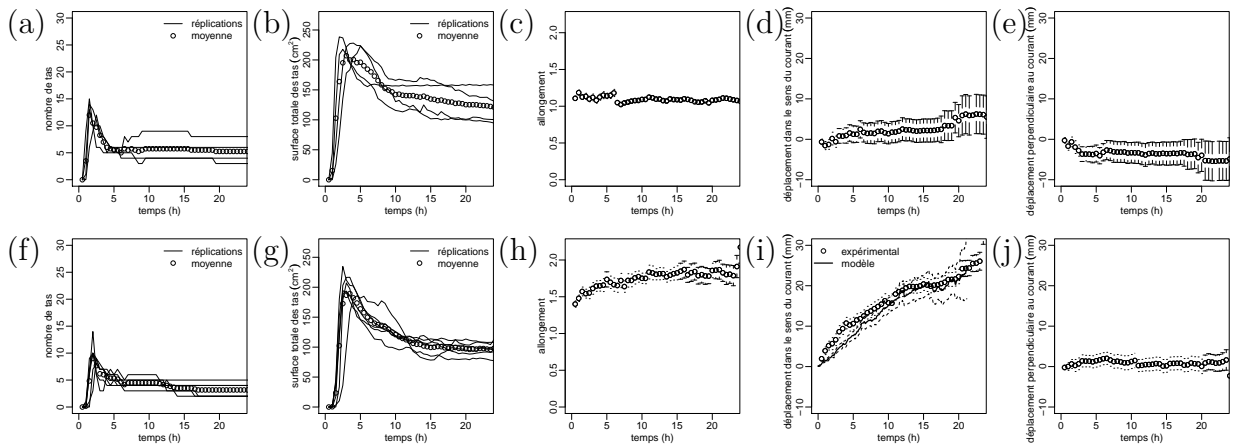


FIGURE 4.17: Observables d'agrégation obtenues expérimentalement pour les 4 réplifications retenues sans courant d'air (a-e) et les 6 réplifications retenues avec courant d'air (f-j). (a/f) Évolution temporelle du nombre de tas. (b/g) Évolution temporelle de la surface totale des tas. (c/h) Évolution temporelle de l'allongement des tas. (d/i) Déplacement du barycentre des tas dans le sens du courant. (e/j) Déplacement du barycentre des tas perpendiculairement au courant.

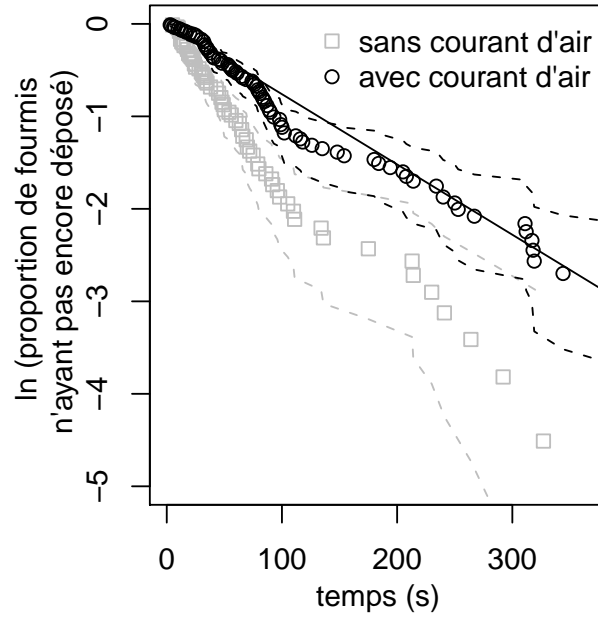


FIGURE 4.18: Courbe de survie pour le dépôt spontané mesurée pour $n = 104$ fourmis dans l'arène expérimentale vide en présence de l'écoulement d'air. Des données expérimentales sont compatibles avec un comportement de dépôt sans mémoire et identique pour toutes les fourmis comme en absence d'écoulement d'air (les données sans écoulement d'air de la Fig. 4.5 sont rappelées en grisé dans la figure), mais ils conduisent à une fréquence de dépôt spontané $\nu'_{d,0}$ plus petite ($\nu'_{d,0} = 7.9 \cdot 10^{-3} \pm 1 \cdot 10^{-3} s^{-1}$).

Modèle qualitatif. Puisque l'écoulement d'air est trop faible pour pouvoir lui-même “mécaniquement” déplacer les cadavres, il agit de façon indirecte en modifiant le comportement des fourmis. Quels sont les mécanismes à l'oeuvre? Jost et coll. n'ont pas observé d'effet significatif de l'écoulement d'air sur le déplacement des fourmis (sans avoir toutefois exploré en détail cette piste). Nous considérons donc uniquement l'effet de l'écoulement d'air sur les comportements de dépôt et de prise, c'est-à-dire ici les fréquences de dépôt ν_d et de prise ν_p . Nous supposons de plus que ces fréquences dépendent uniquement du module de vitesse de l'écoulement d'air (et non pas de sa direction) et qu'une fourmi perçoit cette vitesse à une altitude de 3.5 mm au dessus du sol (correspondant à peu près à sa hauteur antennaire). Nous notons $\|\mathbf{u}_{air}\|(\mathbf{x})$ cette vitesse en un point \mathbf{x} de l'arène. Pour étudier l'effet de $\|\mathbf{u}_{air}\|$ sur ν_d et ν_p les auteurs ont suivi le même protocole expérimental que sans écoulement d'air (cf. Sec. 4.4.1). Ils ont trouvé que la fréquence de dépôt spontané $\nu'_{d,0}$ pour des fourmis se déplaçant dans l'arène expérimentale vide en présence de l'écoulement d'air est plus petite qu'en absence d'écoulement (cf. Fig. 4.18). Les probabilités de dépôt P_d et de prise P_p ont

été mesurés pour des tas dans la zone 1 et des tas dans la zone 2 (ces zones sont repérées par des rectangles grisés dans la Fig. 4.15b). La comparaison des résultats pour les deux zones ($\|\mathbf{u}_{air}\| \approx 1 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$ et $\|\mathbf{u}_{air}\| \approx 3 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$) et pour les expériences sans écoulement d'air ($\|\mathbf{u}_{air}\| \approx 0$) montre que la probabilité de dépôt est d'autant plus petite que la vitesse de l'air $\|\mathbf{u}_{air}\|$ est grande et ceci quelque soit la taille du tas (Fig. 4.18a). Ce résultat suggère que la fréquence de dépôt ν_d est une fonction décroissante de $\|\mathbf{u}_{air}\|$ (quelque soit le stimulus de perception s). En ce qui concerne la probabilité de prise (Fig. 4.18b), l'interprétation des observations est moins évidente : dans la condition $\|\mathbf{u}_{air}\| \approx 1 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$ les probabilités de prise mesurées sont très proches de celles mesurées en absence de courant d'air, sauf pour les tas de 10 cadavres où la probabilité de prise est significativement plus élevée. Dans la condition $\|\mathbf{u}_{air}\| \approx 3 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$, la probabilité de prise est aussi sensiblement la même qu'en absence de courant d'air pour les tas de 50 cadavres (avec une incertitude statistique très faible), mais on observe une augmentation significative des probabilités de prise sur les tas plus petits (1, 5 et 10 cadavres). Ces résultats ne permettent pas de proposer une dépendance simple de la fréquence de prise ν_p à $\|\mathbf{u}_{air}\|$ et nos différentes tentatives d'inversion n'ont pas permis d'obtenir un ajustement satisfaisant (notamment le fait que la probabilité de prise mesurée expérimentalement soit significativement plus faible sur le tas de 50 cadavres que sur le tas de 10 cadavres est difficile à expliquer, même avec une fonction $\nu_p(s)$ fortement décroissante, car la longueur moyenne de traversée $E(L)_p$ augmente fortement avec la taille du tas, cf. Fig. 4.8). Pour cette raison, nous avons choisi d'utiliser ici une fréquence de prise ν_p qui est indépendante de $\|\mathbf{u}_{air}\|$. Ces considérations concernant l'effet de la vitesse de l'air sur les fréquences de dépôt et de prise nous permettent de proposer un premier modèle qualitatif expliquant l'allongement des tas et leur déplacement. En effet nous savons que la vitesse de l'air $\|\mathbf{u}_{air}\|$ est plus petite devant et derrière un tas que sur ses côtés (par rapport à la direction d'écoulement de l'air). La “zone morte” dans laquelle $\|\mathbf{u}_{air}\|$ est faible est aussi plus grande devant que derrière le tas (comme le confirme la simulation de l'écoulement de l'air autour d'un cylindre de dimensions proches de celles d'un tas de 50 cadavres, cf. Fig. 4.20). Ainsi les dépôts sont inhibés sur les côtés d'un tas, d'où l'allongement dans la direction de l'écoulement, et stimulés plus fortement derrière que devant le tas d'où le déplacement dans le sens de l'écoulement. Jost et coll. ont validé cette proposition de modèle en mesurant séparément les probabilités de dépôt dans les 4 quadrants (avant, arrière, gauche et droite) d'un tas de 50 cadavres dans la zone 2 (cf. Fig. 4.20). Notre objectif dans la suite du chapitre est de quantifier la dépendance de ν_d à $\|\mathbf{u}_{air}\|$ et de valider le modèle d'agrégation en présence d'un écoulement d'air par la confrontation des dynamiques d'agrégation qui sont prédites par ce modèle aux résultats expérimentaux. Pour cela il est nécessaire de pouvoir calculer à tout instant et en tout point point de l'arène la vitesse de l'air $\|\mathbf{u}_{air}\|$ autour des structures

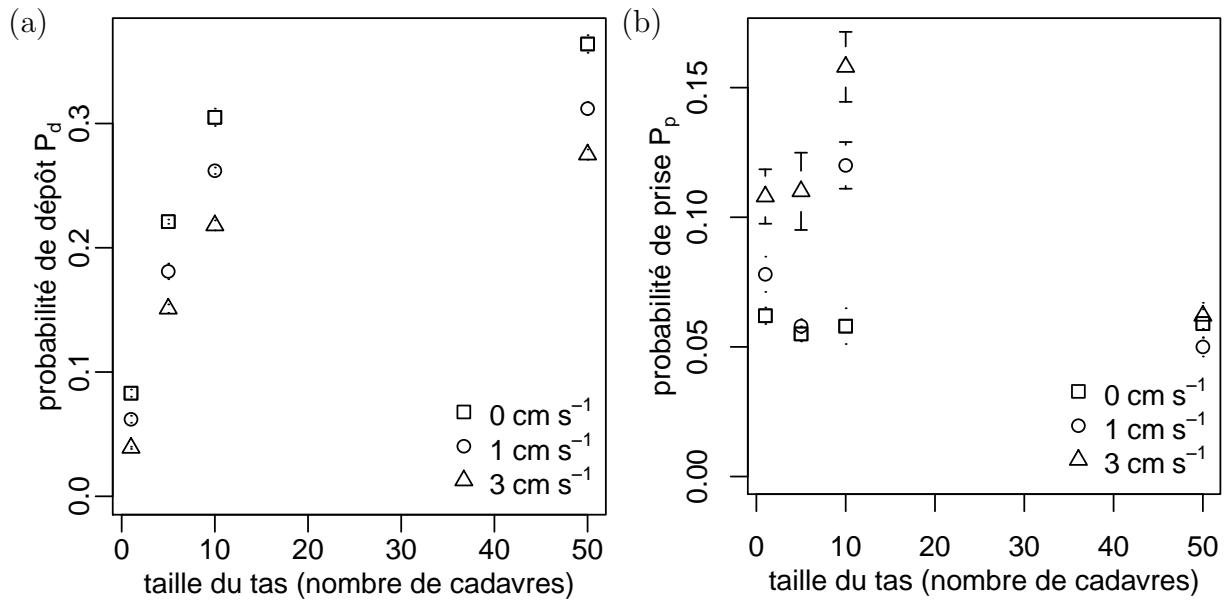


FIGURE 4.19: Probabilités de dépôt P_d (a) et de prise P_p (b) mesurées expérimentalement (moyenne \pm erreur standard) sans écoulement d'air ($\|\mathbf{u}_{air}\| = 0$) et avec écoulement d'air ($\|\mathbf{u}_{air}\| \approx 1 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$ et $\|\mathbf{u}_{air}\| \approx 3 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$), pour des tas de taille 1, 5, 10 et 50 cadavres. Les données proviennent de Jost et coll. [19].

constituées par les cadavres dans l'arène expérimentale. Ces structures sont statiques dans les expériences d'inversion mais évoluent au cours du temps dans les expériences d'agrégation. Nous décrirons d'abord la mise en place d'un code de mécanique des fluides ad hoc et son couplage avec notre code d'agrégation. Nous utiliserons ensuite cet outil pour inverser quantitativement la dépendance de ν_d à $\|\mathbf{u}_{air}\|$ et pour simuler les dynamiques d'agrégation.

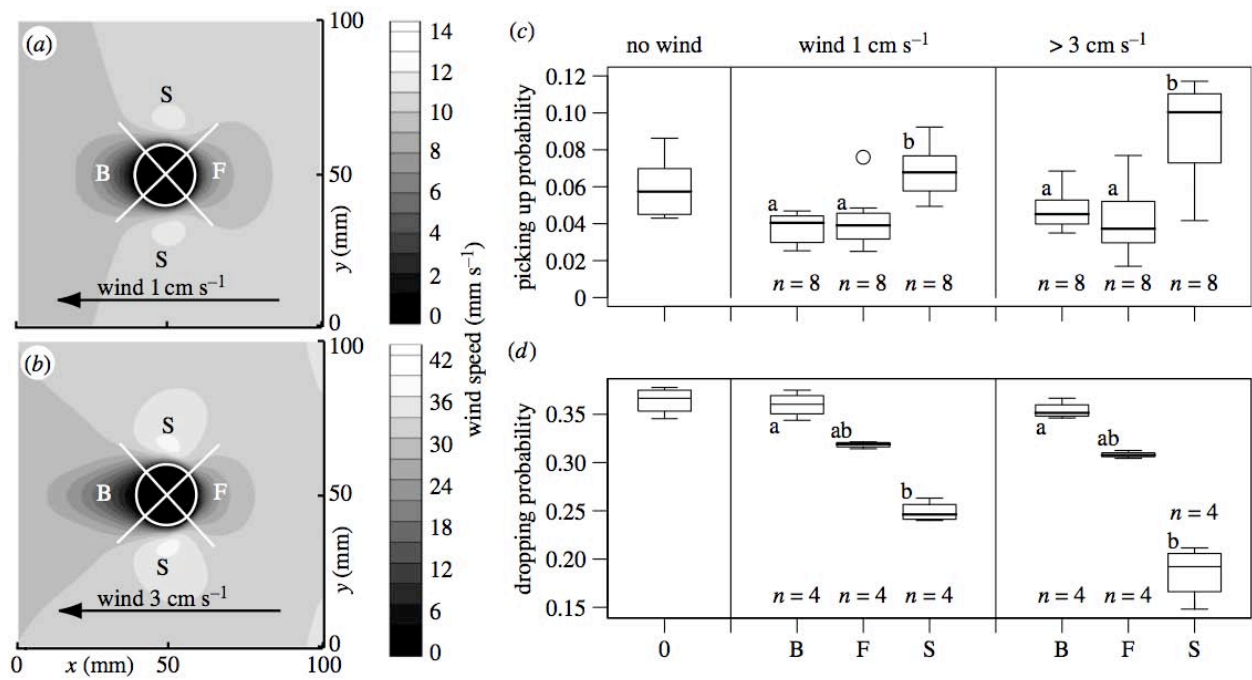


FIGURE 4.20: (a-b) Simulation numérique (avec le logiciel Fluent) de l'écoulement d'air autour d'un cylindre de diamètre 2 cm (cercle blanc) et de hauteur 4 mm (c'est à peu près la forme d'un tas de 50 cadavres) avec $\|\mathbf{u}_{air}\| \approx 1 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$ et $\|\mathbf{u}_{air}\| \approx 3 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$. (c-d) Probabilités de dépôt et de prise dans les différents quadrants d'un tas de 50 cadavres (B=arrière, F=avant et S=sur les côtés du tas) sans écoulement d'air ($\|\mathbf{u}_{air}\| = 0$) et avec écoulement d'air ($\|\mathbf{u}_{air}\| \approx 1 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$ et $\|\mathbf{u}_{air}\| \approx 3 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$). Cette figure a été tirée de Jost et coll. [19].

4.6.2 Calcul de l'écoulement d'air avec la méthode Boltzmann sur réseau

Dans cette section nous décrivons la mise en place d'un code de mécanique des fluides ad hoc pour la simulation de l'écoulement d'air tridimensionnel dans la chambre thermorégulée dans laquelle sont réalisées les expériences d'agrégation de cadavres. Ce code doit permettre de traiter efficacement les géométries complexes constituées par un nombre important de cadavres (environ 3300) dans l'arène expérimentale. Le champ de vitesse doit pouvoir être recalculé fréquemment pour suivre l'évolution de la structure agrégée. Cette prise en compte de l'écoulement d'air dans une structure géométriquement complexe et dynamique fait partie des questions ouvertes motivant cette thèse (en pensant notamment aux processus de construction de nids de fourmis ou de termites dont la structure alvéolaire est similaire à la structure de certains milieux poreux). L'approche utilisée ici résout les équations de Navier-Stokes et permet de gérer efficacement la multitude des frontières, dont le traitement est très exigeant en termes de temps de calcul. Il s'agit de la méthode *Boltzmann sur réseau*. Elle est appuyée sur l'équation de transport (ou équation de Boltzmann) décrivant statistiquement le déplacement des molécules dans le fluide (nous avons présenté en détail l'équation de transport dans le Chap. 3). Nous verrons que cette méthode est très efficace en termes de temps de calcul du fait des possibilités de parallélisation et de l'implémentation efficace des conditions aux limites. Un vaste domaine d'application des méthodes Boltzmann sur réseau concerne tous les écoulements dans des géométries complexes ou mobiles comme par exemple les écoulements en milieu poreux mais ces méthodes sont également utilisées dans le cas d'écoulements turbulents ou multiphasiques [76]. Enfin la méthode de Boltzmann sur réseau permet aussi de résoudre la thermique (le champ de température) en même temps que l'écoulement, ce qui est utilisé pour l'étude de problèmes couplées écoulement-thermique comme les échanges thermiques par convection ou par changement de phase [77]. Les codes Boltzmann sur réseau ne sont aujourd'hui plus seulement utilisés dans les laboratoires de recherche mais le sont aussi de plus en plus dans un contexte de développement. A titre d'exemple la société Exa Corporation commercialise un logiciel de mécanique des fluides fondé sur la méthode Boltzmann sur réseau appelé *Powerflo*. La mise en place du code ad hoc pour notre étude du processus d'agrégation de cadavres est le fruit d'une collaboration avec une équipe de recherche en procédés physico-chimiques (Michael Clifton, Laboratoire de Génie Chimique UMR-CNRS 5503 à l'Université de Toulouse) qui possède une expérience importante des méthodes Boltzmann sur réseau. Dans cette section, nous décrivons d'abord le modèle physique résolu par la méthode Boltzmann sur réseau que nous utilisons et la dérivation du schéma numérique (en nous inspirant principalement des travaux de Piaud [76]

et de Chen et coll. [78, 79]). Nous traiterons ensuite les aspects de son implémentation numérique propre à notre étude du processus d'agrégation de cadavres.

4.6.2.1 Établissement d'un modèle de Boltzmann sur réseau

Modèle BGK. Le point de départ est l'équation de Boltzmann décrivant l'évolution de la fonction de distribution mono-particulaire $f(\mathbf{x}, \mathbf{v}, t)$ des molécules de l'air (\mathbf{x} et \mathbf{v} étant la position et la vitesse d'une molécule et t l'instant considéré) en absence de forces extérieures qui s'écrit

$$\frac{\partial f}{\partial t} + \mathbf{v} \cdot \nabla_{\mathbf{x}} f = \mathcal{C}[f] \quad (4.25)$$

L'opérateur de collision $\mathcal{C}[f]$ est fortement non linéaire car les molécules interagissent entre elles. Du fait de cet opérateur de collision l'équation de Boltzmann est difficile à résoudre même numériquement (et coûteux en temps de calcul). Ainsi le modèle de Boltzmann sur réseau utilise une forme simplifiée de l'opérateur de collision : le modèle à temps de relaxation appelé aussi modèle BGK (Bhatnagar-Gross-Krook). Il s'agit d'une expression approchée de l'opérateur de collision qui peut être utilisée dans des conditions proches de l'équilibre thermodynamique. Dans ces conditions $f(\mathbf{x}, \mathbf{v}, t)$ est en tout point \mathbf{x} et à tout instant t proche de la fonction de distribution d'équilibre maxwellienne $f^{(0)}(\mathbf{x}, \mathbf{v}, t)$ et on linéarise alors l'opérateur de collision. Sachant que les collisions ont pour effet de relaxer $f(\mathbf{x}, \mathbf{v}, t)$ vers $f^{(0)}(\mathbf{x}, t)$, ce modèle s'écrit

$$\mathcal{C}[f(\mathbf{x}, \mathbf{v}, t)] = -\frac{f(\mathbf{x}, \mathbf{v}, t) - f^{(0)}(\mathbf{x}, \mathbf{v}, t)}{\tau} \quad (4.26)$$

Dans cette expression τ est un paramètre dépendant de la nature du fluide qui est appelé temps de relaxation (et dont nous déterminerons l'expression ultérieurement avec le développement de Chapman-Enskog). La fonction de distribution d'équilibre maxwellienne $f^{(0)}(\mathbf{x}, \mathbf{v}, t)$ est définie comme une fonction $g^{(0)}$ des variables d'état macroscopiques locales (la densité $\eta(\mathbf{x}, t)$, la vitesse macroscopique $\mathbf{u}(\mathbf{x}, t)$ et la température $T(\mathbf{x}, t)$), soit

$$f^{(0)} \equiv f^{(0)}(\mathbf{x}, \mathbf{v}, t) \quad (4.27)$$

$$= \eta(\mathbf{x}, t) \frac{m}{2\pi k_b T(\mathbf{x}, t)} \exp \left[\frac{-m(\mathbf{v} - \mathbf{u}(\mathbf{x}, t))^2}{2k_b T(\mathbf{x}, t)} \right] \quad (4.28)$$

$$= g^{(0)}(\eta(\mathbf{x}, t), \mathbf{u}(\mathbf{x}, t), T(\mathbf{x}, t), \mathbf{v}) \quad (4.29)$$

où l'air est considéré comme un corps pur de masse moléculaire m et on note k_b la constante de Boltzmann. La densité $\eta(\mathbf{x}, t)$, la vitesse macroscopique $\mathbf{u}(\mathbf{x}, t)$ et la température $T(\mathbf{x}, t)$ sont définies par les moments d'ordre 0, 1 et 2 de la fonction de distribution $f(\mathbf{x}, \mathbf{v}, t)$ (par rapport à la vitesse \mathbf{v}), soit

$$\eta(\mathbf{x}, t) = \int_{\Omega_v} f(\mathbf{x}, \mathbf{v}, t) d\mathbf{v} \quad (4.30)$$

$$\mathbf{u}(\mathbf{x}, t) = \frac{1}{\eta(\mathbf{x}, t)} \int_{\Omega_v} f(\mathbf{x}, \mathbf{v}, t) \mathbf{v} d\mathbf{v} \quad (4.31)$$

$$T(\mathbf{x}, t) = \frac{m}{3k_b \eta(\mathbf{x}, t)} \int_{\Omega_v} f(\mathbf{x}, \mathbf{v}, t) (\mathbf{v} - \mathbf{u})^2 d\mathbf{v} \quad (4.32)$$

où Ω_v désigne l'espace des vitesses ($\Omega_v = \mathbb{R}^3$ pour un espace tridimensionnel). f_0 est donc défini en fonction des moments de f , soit

$$f^{(0)}(\mathbf{x}, \mathbf{v}, t) = g^{(0)}\left(\int_{\Omega_v} f(\mathbf{x}, \mathbf{v}, t) d\mathbf{v}, \int_{\Omega_v} f(\mathbf{x}, \mathbf{v}, t) \mathbf{v} d\mathbf{v}, \int_{\Omega_v} f(\mathbf{x}, \mathbf{v}, t) \mathbf{v}^2 d\mathbf{v}, \mathbf{v}\right) \quad (4.33)$$

L'équation de Boltzmann-BGK est donc une équation intégral-différentielle aux dérivées partielles qui relie les dérivées partielles de f par rapport au temps t et à la position \mathbf{x} à des moments de f . A l'exception du terme de transport qui est très rapide à évaluer car il est linéaire (à comparer par exemple au terme de convection non linéaire de l'équation de Navier-Stokes), elle est entièrement locale. De ce fait le schéma numérique de Boltzmann sur réseau (qui est établi à partir de cette équation) est intrinsèquement parallélisable. Dans notre étude le fluide est considérée comme isotherme (le champ de température T est uniforme dans tout le fluide et constant au cours du temps et donc $f^{(0)}$ est uniquement fonction de $\eta(\mathbf{x}, t)$, $\mathbf{u}(\mathbf{x}, t)$ et \mathbf{v}).

Développement de Chapman-Enskog et quadrature des vitesses. Pour résoudre l'équation de Boltzmann-BGK il faut être capable de calculer $f^{(0)}$ et donc les moments de f . Pour cela f est tout d'abord approché à l'ordre 1 du développement de Chapman-Enskog. Ce développement consiste à écrire f comme une fonction g des grandeurs macroscopiques (c'est-à-dire $f(\mathbf{x}, \mathbf{v}, t) = g(\eta(\mathbf{x}, t), \mathbf{u}(\mathbf{x}, t), T(\mathbf{x}, t), \mathbf{v})$) et à imposer que f doit conserver les invariants collisionnels qui sont la masse, la quantité de mouvement et l'énergie cinétique des particules participant à la collision. A l'ordre 1 on écrit $f \approx f^{(0)} + f^{(1)}$, où $f^{(0)}$ est la fonction de distribution d'équilibre maxwellienne, et $f^{(1)} = -\tau \mathcal{C}[f^{(0)}]$. Ce développement à l'ordre 1 permet de dériver à l'échelle macroscopique les équations de Navier-Stokes. La viscosité cinématique ν intervenant dans ces équations s'écrit comme une fonction du temps

de relaxation τ du modèle BGK, soit

$$\nu = \frac{k_b T}{m} \tau = \frac{1}{3} c^2 \tau \quad (4.34)$$

où $c = \sqrt{\frac{3k_b T}{m}}$ est la vitesse quadratique moyenne des molécules. Ainsi la valeur choisie pour ν , supposée constante fixe la valeur de τ . Pour le calcul numérique des moments de f , on utilise une méthode de quadrature. L'ensemble des points de quadrature constituera le jeu de vitesses discrètes $\{\mathbf{v}_i\}$. On a

$$f^{(1)} = -\tau \mathcal{C}[f^{(0)}] \quad (4.35)$$

$$= -\tau \frac{\partial f^{(0)}}{\partial t} + v_i \frac{\partial f^{(0)}}{\partial x_i} \quad (4.36)$$

$$= -\tau \frac{\partial g}{\partial \eta} \frac{\partial \eta}{\partial t} + \frac{\partial g}{\partial u_i} \frac{\partial u_i}{\partial t} + v_i \frac{\partial g_i}{\partial \eta} \frac{\partial \eta}{\partial x_i} + v_i \frac{\partial g_i}{\partial u_i} \frac{\partial u_i}{\partial x_i} \quad (4.37)$$

en utilisant la convention d'Einstein pour la sommation sur l'indice muet i . Après calcul de toutes les dérivées partielles et l'utilisation des équations macroscopiques on obtient

$$f^{(1)} \approx f^{(0)} P_2(\mathbf{v}) \quad (4.38)$$

où P_2 est un polynôme d'ordre 2. De plus à la limite des nombres de Mach \mathcal{M} faibles ($\mathcal{M} = \frac{\|u\|}{c_s}$ où c_s est la vitesse du son qui est du même ordre de grandeur que la vitesse quadratique moyenne c des molécules) on peut linéariser $f^{(0)}$ autour de $\mathbf{u} = \mathbf{0}$ ce qui conduit à

$$f^{(0)} \approx \exp \left[\frac{-m\mathbf{v}^2}{2k_b T} \right] P'_2(\mathbf{v}) \quad (4.39)$$

et donc

$$f \approx f^{(0)} + f^{(1)} = \exp \left[\frac{-m\mathbf{v}^2}{2k_b T} \right] P_4(\mathbf{v}) \quad (4.40)$$

d'où

$$\eta(\mathbf{x}, t) = \int_{\Omega_v} \exp \left[\frac{-m\mathbf{v}^2}{2k_b T} \right] P_4(\mathbf{v}) d\mathbf{v} \quad (4.41)$$

$$\mathbf{u}(\mathbf{x}, t) = \int_{\Omega_v} \exp \left[\frac{-m\mathbf{v}^2}{2k_b T} \right] P_4(\mathbf{v}) \mathbf{v} d\mathbf{v} \quad (4.42)$$

Ces intégrales peuvent être calculées de façon exacte par une quadrature de Gauss-Hermite, soit

$$\eta(\mathbf{x}, t) = \sum_{i=1}^n \omega_i P_4(\mathbf{v}_i) \quad (4.43)$$

$$\mathbf{u}(\mathbf{x}, t) = \sum_{i=1}^n \omega_i P_4(\mathbf{v}_i) \mathbf{v}_i \quad (4.44)$$

où le nombre de points de quadrature requis n , le jeu de vitesses discrètes \mathbf{v}_i et les poids de quadrature associées ω_i sont indiquées par la théorie de Gauss-Hermite. Ces quadratures sont exactes pour $n = 27$. Pour des raisons d'efficacité numérique nous n'utilisons pas la quadrature exacte mais la quadrature D3Q15 correspondant à seulement $n = 15$ points de quadrature, soit

$$\begin{array}{l} i = 0 \\ i = 1 - 6 \\ i = 7 - 14 \end{array} \quad \mathbf{v}_i = \begin{cases} (0, 0, 0) \\ (\pm c, 0, 0)(0, \pm c, 0)(0, 0, \pm c) \\ (\pm c, \pm c, \pm c) \end{cases} \quad \omega_i = \begin{cases} \frac{2}{9} \\ \frac{1}{9} \\ \frac{1}{72} \end{cases} \quad (4.45)$$

Ce jeu de vitesses discrètes \mathbf{v}_i est indiqué dans la Fig. 4.21. L'équation de Boltzmann-BGK peut donc être remplacée par un système d'équations sur les pseudo-fonctions de distributions $f(\mathbf{x}, \mathbf{v}_i, t) \equiv f_i(\mathbf{x}, t)$ qui s'écrit

$$\frac{\partial f_i}{\partial t} + \mathbf{v}_i \cdot \nabla_{\mathbf{x}} f_i = - \frac{f_i(\mathbf{x}, t) - f_i^{(0)}(\mathbf{x}, t)}{\tau} \quad (4.46)$$

Discretisation spatio-temporelle. L'espace géométrique est représenté par un maillage régulier qui dépend du jeu de vitesses discrètes \mathbf{v}_i choisi : les 15 pas spatiaux $\delta \mathbf{x}_i$ sont définis par $\delta \mathbf{x}_i = \mathbf{v}_i \delta t$ ou δt est un pas de temps constant. Ainsi si le point \mathbf{x} est un noeud du maillage alors tous les points $\mathbf{x} + \mathbf{v}_i \delta \mathbf{x}_i$ sont aussi des noeuds du maillage. On définit également un pas d'avancement dans le temps, δt . Connaissant le champ de la pseudo-fonction de distribution f_i (et donc aussi le champ de la pseudo-fonction de distribution d'équilibre $f_i^{(0)}$) à un instant t nous cherchons à établir l'expression des f_i à l'instant suivant $t + \delta t$. L'Eq. 4.46 peut être réécrite sous la forme intégrale

$$f_i(\mathbf{x} + \mathbf{v}_i \delta t, t + \delta t) = \exp\left(-\frac{\delta t}{\tau}\right) f_i(\mathbf{x}, t) + \frac{1}{\tau} \exp\left(-\frac{\delta t}{\tau}\right) \int_0^{\delta t} \exp\left(\frac{t'}{\tau}\right) f_i^{(0)}(\mathbf{x} + \mathbf{v}_i t', t + t') dt' \quad (4.47)$$

En choisissant un pas de temps δt suffisamment petit, les exponentielles intervenant dans cette expression peuvent être approximées par leurs développements de Taylor au premier

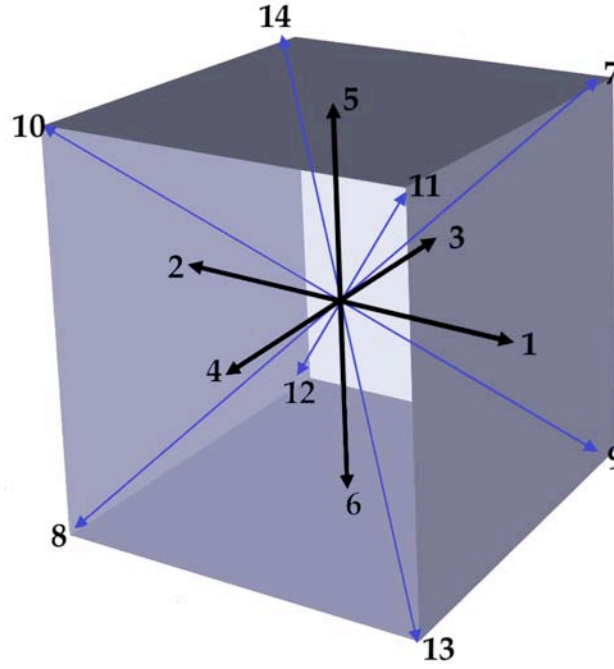


FIGURE 4.21: Les points de quadrature (jeu des vecteurs vitesses discrets \mathbf{v}_i) utilisées (schéma D3Q15). Le point considéré se situe au centre du cube.

ordre, soit $\exp(-\frac{\delta t}{\tau}) = 1 - \frac{\delta t}{\tau}$ et $\exp(-\frac{t'}{\tau}) = 1 - \frac{t'}{\tau}$. De plus $f_i^{(0)}(\mathbf{x} + \mathbf{v}_i \mathbf{t}', t + t') \approx f_i^{(0)}(\mathbf{x}, t)$. On obtient donc

$$f_i(\mathbf{x} + \mathbf{v}_i \delta t, t + \delta t) = f_i(\mathbf{x}, t) - \frac{\delta t}{\tau} [f_i^{(0)}(\mathbf{x}, t) - f_i^{(0)}(\mathbf{x}, t)] \quad (4.48)$$

C'est cette équation, appelé *équation de Boltzmann sur réseau-BGK* qui est implémentée numériquement. Il a été établi que la précision numérique de la résolution de l'équation de Boltzmann sur réseau-BGK avec une quadrature D3Q15 est d'ordre 2.

Conditions aux limites. Nous considérons ici deux types de conditions aux limites courantes en mécanique des fluides : d'une part des frontières imperméables au fluide simulé, avec une vitesse macroscopique \mathbf{u} nulle à la frontière (condition de non-glissement), et d'autre part les frontières totalement perméables (aussi appelés frontières ouvertes), avec des champs de densité $\eta = \eta_f$ et de vitesse macroscopique $\mathbf{u} = \mathbf{u}_f$ imposés. La condition aux limites correspondant à une frontière imperméable est souvent implémentée par ce qui est appelé le "schéma de rebond". Pour ce schéma, les derniers noeuds du maillage du fluide sont placés à un demi-pas de maille de la frontière. Au niveau de ces noeuds les valeurs de la

pseudo-fonction de distribution $f_i(\mathbf{x}, t)$ correspondant à une pseudo-particule qui se déplace à l'instant t avec une vitesse \mathbf{v}_i en direction de la frontière et rencontre donc cette frontière pendant l'intervalle de temps $[t; t + \delta t]$ deviennent à l'instant suivant $t + \delta t$ les valeurs de la pseudo-fonction de distribution $f_i(\mathbf{x}, t)$ au même noeud mais correspondant aux vitesses opposées $\mathbf{v}_i = -\mathbf{v}_i$. Ainsi l'implémentation numérique de la condition aux limites de type frontière imperméable est très efficace avec la méthode de Boltzmann sur réseau : la durée de la simulation n'augmente pas avec la complexité de la frontière, puisque le schéma de rebond à la frontière n'est pas plus coûteux en temps de calcul que le schéma de transport utilisé dans le volume du fluide (alors que ces conditions aux limites sont au contraire très coûteuses avec une méthode numérique macroscopique). En ce qui concerne les frontières ouvertes on utilise dans le cas de faibles vitesses d'écoulement l'approximation de l'équilibre thermodynamique local et ainsi la pseudo-fonction de distribution f_i à la frontière est en chaque point égale à la fonction de distribution d'équilibre maxwellienne $f_i^{(0)}$ correspondant à la densité η_f et à la vitesse macroscopique u_f imposées à la frontière.

Paramètres numériques. Les méthodes de Boltzmann sur réseau sont des schémas numériques conditionnellement stables. Le pas de maille δx et le pas temporel δt doivent satisfaire trois conditions :

- Le pas de maille δx ne doit pas être plus grand que la longueur caractéristique de l'écoulement L c'est-à-dire la taille de la structure la plus petite de l'écoulement que l'on souhaite résoudre.
- Le nombre de Mach $\mathcal{M} = \frac{\|\mathbf{u}\|}{c_s}$ (rapport entre la vitesse macroscopique du fluide $\|\mathbf{u}\|$ et la vitesse du son c_s) doit être faible.
- Le pseudo-nombre de Knudsen $\mathcal{K} = \frac{\|\mathbf{u}\|\delta t}{L}$ (rapport entre le pas de temps δt du schéma numérique, correspondant à la durée entre deux évaluations successives de l'opérateur de collision, et la durée caractéristique de l'écoulement $\frac{L}{\|\mathbf{u}\|}$) doit être faible.

Notons que \mathcal{K} n'est pas le vrai nombre de Knudsen car δt ne correspond pas au libre temps entre deux collisions réelles d'une molécule du fluide. Enfin, afin d'augmenter la précision des calculs numériques, toutes les grandeurs sont généralement adimensionnalisées en choisissant pour unité temporelle le pas de temps δt et pour unité spatiale le pas de maille δx .

4.6.2.2 Implémentation de la méthode Boltzmann sur réseau pour simuler l'écoulement d'air dans le processus d'agrégation

Domaine de simulation et conditions aux limites. L'arène expérimentale a la forme d'un parallélépipède carré de largeur 35 cm et de hauteur 30 cm. Le sol ainsi que tous

cadavres constituent des frontières imperméables. Nous choisissons de représenter un cadavre par un cylindre de rayon 2 mm et de hauteur 2 mm (ce qui correspondre à 26 mailles cubiques avec le pas de maille $\delta x = 1$ mm que nous choisirons). Lorsque plusieurs cadavres sont superposés alors les mailles correspondantes sont empilées en hauteur. La frontière supérieure du domaine de simulation doit être en tout point au-dessus de la couche limite autour des cadavres (qui constituent des obstacles à l'écoulement). Cependant il ne faut pas non plus choisir une hauteur trop grande car le nombre de mailles et donc le temps de calcul sont proportionnels à cette hauteur. Nous utilisons alors le fait que nous observons très peu d'empilements de cadavres (dans les expériences sans et avec écoulement d'air ainsi que dans les simulations du modèle sans écoulement d'air, les empilements dépassent rarement 8 mm). Des tests réalisés pour une des configurations les plus contraignantes (un tas circulaire de 50 cadavres dans la zone 2) nous ont finalement conduit à retenir une hauteur de simulation de 19.5 mm (soit 20 mailles). La frontière supérieure du domaine de simulation ne correspond pas à une paroi physique et donc nous utilisons une condition aux limites correspondant à une frontière ouverte en imposant le champ de densité η_f et le champ de vitesse macroscopique \mathbf{u}_f à cette frontière. Il reste à définir les frontières latérales. Dans les expériences d'agrégation, les frontières latérales sont constituées par les parois de la chambre thermorégulée. Bien qu'il s'agisse de frontières imperméables, nous avons ici aussi utilisé des conditions aux limites de type frontière ouverte afin de rendre compte de la convection naturelle (sans avoir à considérer une température non uniforme). Nous observons expérimentalement que l'écoulement est horizontal et parallèle, dirigé de la paroi froide vers la paroi chaude, dans la quasi-totalité de notre domaine de simulation (à l'exception des petites zones très près des parois thermorégulées froides et chaudes où la composante verticale est importante et que nous choisissons de ne pas représenter dans notre étude, cf. Fig. 4.15b). De plus le module de vitesse à une hauteur donnée est quasiment uniforme dans chacune des zones 1 et 2 (définies dans la Sec. 4.6.1). Enfin notre domaine de simulation est largement plus bas que la chambre thermorégulée expérimentale et nous remarquons que pour les petites altitudes la vitesse de l'air augmente quasi-linéairement avec l'altitude (même si les profils de vitesse simulées de la Fig. 4.15b sont uniquement fournis pour des altitudes inférieures à 10 mm nous supposons que l'approximation linéaire reste acceptable pour toute la hauteur de notre domaine de simulation). Toutes ces considérations nous amènent à définir au niveau des frontières latérales des conditions aux limites de type frontière ouverte correspondant à un écoulement de Couette de la plaque froide vers la plaque chaude (avec une vitesse nulle en bas et maximale en haut, cf. Fig. 4.22). Par souci de simplicité, nous utilisons un profil de Couette uniforme pour toute l'arène (et donc identique dans les zones 1 et 2) en imposant un champ de vitesse \mathbf{u}_f uniforme à la frontière supérieure, nul au

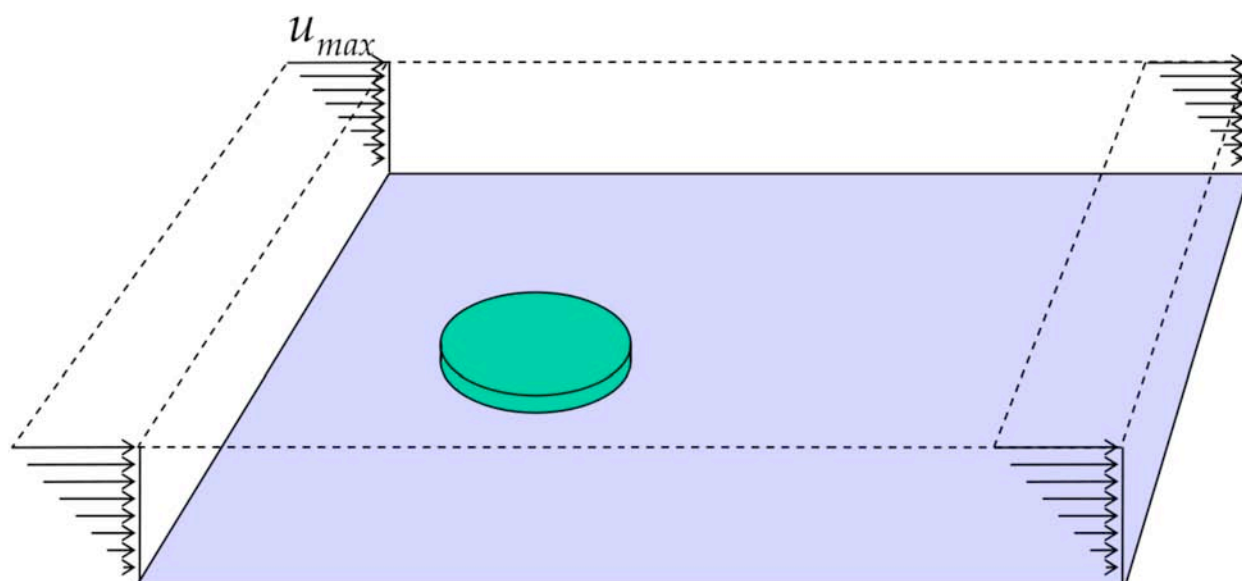


FIGURE 4.22: Illustration des conditions aux limites utilisées pour la simulation de l'écoulement d'air avec notre code de mécanique de fluides (Boltzmann sur réseau). Il s'agit au niveau des frontières latérales de conditions aux limites de type frontière ouverte correspondant à un écoulement de Couette de la plaque froide vers la plaque chaude (avec une vitesse nulle en bas et maximale en haut). Le cylindre vert représente un tas de cadavre.

niveau du sol et un gradient vertical $\frac{\partial \mathbf{u}_f}{\partial z}$ uniforme aux frontières latérales. En accord avec les simulations de la convection naturelle dans la chambre thermorégulée (Fig. 4.15b), le gradient vertical sera dans les premières simulations du processus d'agrégation fixé de façon à obtenir un module de vitesse $\|\mathbf{u}_{air}\| = 1 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$ à la hauteur sensible. Ces conditions aux limites permettent de reproduire de façon satisfaisante l'écoulement d'air dans tout le domaine considéré à l'exception de petites zones très près de la paroi froide et de la paroi chaude. Comme nous verrons que l'effet de l'écoulement d'air sur les dynamiques d'agrégation (en termes d'allongement et de déplacement des tas) prédit par notre modèle dans ces conditions sera beaucoup plus faible que l'effet observé expérimentalement, nous utiliserons ensuite un gradient plus élevé, correspondant à un module de vitesse $\|\mathbf{u}_{air}\| = 3 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$ à la hauteur sensible (comme observé dans la zone 2 de l'arène). Notons qu'il est aussi possible d'utiliser aux frontières le champ de vitesses obtenu par simulation numérique de la convection naturelle dans la chambre thermorégulée (qui est plus complexe qu'un simple écoulement de Couette, cf. Fig. 4.15b). Pour les expériences d'inversion avec les tas circulaires, il n'est pas nécessaire de simuler l'écoulement d'air dans toute l'arène mais il suffit de définir un domaine suffisamment large pour que la position des frontières n'ait pas d'effet sur l'écoulement autour du tas (ici encore nous réalisons des tests avec un tas de 50 cadavres dans la zone 2 ce qui nous a conduit à choisir un parallélépipède carré de largeur 16 cm). En accord avec les simulations de la convection naturelle, le gradient de vitesse vertical est choisi tel que le module de vitesse à la hauteur sensible soit $\|\mathbf{u}_{air}\| = 1 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$ pour les tas situés dans la zone 1 et $\|\mathbf{u}_{air}\| = 3 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$ pour la zone 2.

Couplage avec le code d'agrégation. Le couplage entre nos codes de mécanique de fluides et d'agrégation est réalisé de la manière suivante : au début d'une simulation le code de mécanique de fluides calcule le champ stationnaire des vitesses d'air $\{\|\mathbf{u}_{air}\|\}$ à la hauteur sensible correspondant au champ initial des positions $\{\mathbf{x}_{cadavre}\}$ des barycentres de tous les cadavres. L'utilisation de l'état stationnaire du champ de vitesses $\{\|\mathbf{u}_{air}\|\}$ est justifié par le fait que la dynamique transitoire de l'écoulement d'air est beaucoup plus rapide que la dynamique d'agrégation. Ensuite le code d'agrégation fait évoluer le champ $\{\mathbf{x}_{cadavre}\}$ pendant un intervalle de temps $T_{maj,air}$ choisi suffisamment petit pour que ce champ $\{\|\mathbf{u}_{air}\|\}$ puisse être utilisé pendant tout l'intervalle. Puis le code de mécanique des fluides recalcule $\{\|\mathbf{u}_{air}\|\}$ pour le champ $\{\mathbf{x}_{cadavre}\}$ obtenu à la fin de cet intervalle, etc.

Algorithme. Pour la simulation de l'écoulement d'air dans le champ de cadavres initial, il faut d'abord initialiser le champ de la pseudo-fonction de distribution f_i . Nous ignorons

pour cela la présence des cadavres et considérons que la densité est uniforme ($\eta = \eta_f$) et que le champ de vitesses \mathbf{u} correspond à l'écoulement de Couette non perturbé. Pour la simulation de l'écoulement d'air dans les champs de cadavres à un instant ultérieur du processus d'agrégation, f_i est initialisée avec la solution stationnaire précédente. Après cette initialisation nous implémentons le schéma numérique de Boltzmann sur réseau : A chaque pas de temps t , $f_i(\mathbf{x}, t)$ est calculée pour toutes les directions i et pour tous les noeuds \mathbf{x} du maillage en utilisant l'Eq. 4.48. La mise en oeuvre numérique de cette équation comporte deux étapes successives à chaque pas de temps :

1. On évalue l'opérateur de collision pour tous les noeuds du maillage, en calculant d'abord les grandeurs macroscopiques $\eta(\mathbf{x}, t)$, $\mathbf{u}(\mathbf{x}, t)$ comme des quadratures faisant intervenir les 15 valeurs de $f_i(\mathbf{x}, t)$, ensuite $f_i^{(0)}(\mathbf{x}, t)$ et finalement $f'_i(\mathbf{x}, t) = f_i(\mathbf{x}, t) - \frac{\delta t}{\tau} [f_i^{(0)}(\mathbf{x}, t) - f_i^{(0)}(\mathbf{x}, t)]$ (étape de collision).
2. On réalise l'opération de transport en posant $f_i(\mathbf{x} + \mathbf{v}_i \delta t, t + \delta t) = f'_i(\mathbf{x}, t)$ (étape de propagation).

Comme nous ne nous intéressons ici pas à la phase transitoire, ces deux étapes sont itérées jusqu'à atteindre l'état stationnaire. Nous considérons que l'état est stationnaire lorsque le maximum de l'écart relatif $\frac{\|\mathbf{u}_{air}(\mathbf{x}, t + \delta t) - \mathbf{u}_{air}(\mathbf{x}, t)\|}{\max(\|\mathbf{u}_{air}(\mathbf{x}, t)\|)}$ (pour les noeuds à la hauteur sensible) est plus petit qu'un critère de convergence ϵ imposé.

Valeurs des paramètres numériques. Nous avons choisi pour longueur caractéristique $L = 1$ mm ce qui correspond au maximum à un doublement de la vitesse de l'écoulement d'air à la hauteur sensible autour d'un cylindre représentant un tas de 50 cadavres (cf. Fig. 4.20). La vitesse macroscopique maximale de l'écoulement, v_{max} , correspondant à la vitesse imposée sur la frontière supérieure du domaine est $v_{max} = 20 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$. Cette valeur est largement plus petite que la vitesse du son c_s et nous vérifions donc la condition d'un nombre de Mach petit. Nous choisissons un pas de maille $\delta x = L = 1$ mm et donc le nombre de Knudsen est égal au nombre de Mach. Ainsi la condition d'un nombre de Knudsen petit est vérifiée. Puisque l'arène expérimentale est un parallélépipède carré de dimensions $35 \times 35 \times 1.95$ cm, ce maillage conduit à 2.45 millions de mailles. Le pas temporel δt est lié au pas de maille, soit $\delta t = \frac{\delta x}{c} \approx 2 \cdot 10^{-6}$ s (où $c \approx 500 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$ est la vitesse quadratique moyenne des molécules de l'air à température ambiante). Le critère de convergence est fixé à $\epsilon = 10^{-3}$ soit 0.1%. Nous choisissons un intervalle de temps entre deux calculs successifs du champ d'écoulement d'air au cours du processus d'agrégation de $T_{maj,air} = 5$ minutes (ce qui conduit à 288 calculs de l'écoulement d'air pour chaque réplication de la simulation d'agrégation puisque la durée totale du processus d'agrégation est de 24 heures). Avec ces paramètres une réplication de

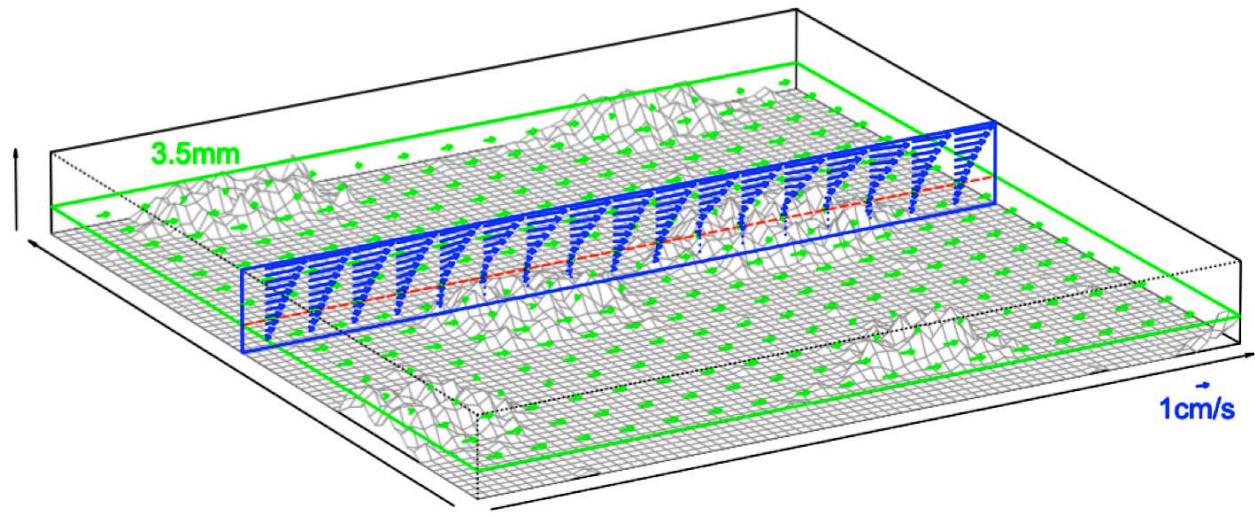


FIGURE 4.23: Champ d'écoulement d'air calculé à l'aide de notre code de mécanique des fluides (Boltzmann sur réseau) autour des structures agrégatives obtenues après 24 heures pour une réplique de la simulation du processus d'agrégation (avec des conditions aux limites correspondant à $\|\mathbf{u}_{air}\| = 3 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$). Les vecteurs indiquent l'écoulement dans le plan horizontal correspondant à la hauteur sensible (3.5 mm) ainsi que l'écoulement dans un plan vertical traversant plusieurs tas de cadavres.

la simulation numérique dure plusieurs semaines. Enfin, la viscosité cinématique de l'air à température ambiante est $\nu = 1.5 \cdot 10^{-5} \text{ m}^2 \cdot \text{s}^{-1}$. A titre indicatif, la Fig. 4.23 indique le champ d'écoulement calculé par notre code de mécanique des fluides autour d'un champ de cadavre typique de l'état final.

4.6.3 Inversion de la dépendance de la fréquence de dépôt à la vitesse de l'air

Notre approche qualitative dans la Sec. 4.6.1 nous a permis de montrer que la fréquence de dépôt $\nu_d(\mathbf{x})$ pour une fourmi situé en un point \mathbf{x} de l'arène est une fonction décroissante de la vitesse de l'air $\|\mathbf{u}_{air}\|(\mathbf{x})$ à la hauteur sensible en ce point (et dans cette section nous avons également justifié notre choix d'utiliser une fréquence de prise ν_p indépendante de $\|\mathbf{u}_{air}\|$). L'utilisation des champs de $\|\mathbf{u}_{air}\|$ autour des tas circulaires des expériences d'inversion calculés avec notre code de mécanique de fluides (cf. Fig. 4.24) nous permet maintenant de déterminer quantitativement la dépendance de ν_d à $\|\mathbf{u}_{air}\|$. Pour cette inversion nous utilisons le même code Monte Carlo que sans écoulement d'air. Ce code calcule les probabilités de

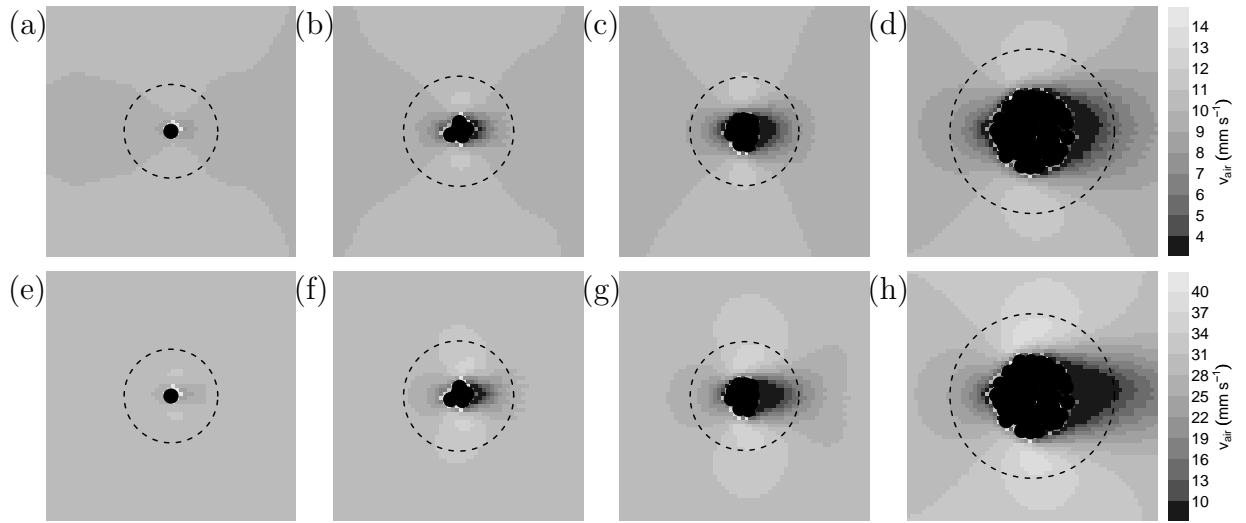


FIGURE 4.24: Cartes de la vitesse de l'air $\|\mathbf{u}_{air}\|$ à la hauteur sensible déterminées avec notre code Boltzmann sur réseau (tas de 1, 5, 10 et 50 cadavres). Elles sont utilisées pour l'inversion de la dépendance de la fréquence de dépôt ν_d à $\|\mathbf{u}_{air}\|$. (a-d) zone 1 ($\|\mathbf{u}_{air}\| \approx 1 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$) (e-h) zone 2 ($\|\mathbf{u}_{air}\| \approx 3 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$). L'écoulement d'air est orienté de gauche à droite. Le cercle en pointillés représente approximativement la limite de perception du tas dans le modèle (distance 1 cm au bord du tas)

dépôt P_d correspondant à ces tas. Nous continuons à utiliser pour le déplacement le modèle de suivi de bord à seuil. Nous avons testé plusieurs formes fonctionnelles différentes pour la dépendance de ν_d à $\|\mathbf{u}_{air}\|$ et retenons finalement les fonctions

$$\nu_d(s, \|\mathbf{u}_{air}\|) = \nu_d(s, 0) \exp(-\epsilon_{air} \|\mathbf{u}_{air}\|) \quad (4.49)$$

La fonction $\nu_d(s, 0)$ a été déterminée avec les expériences sans courant d'air et il reste donc un seul paramètre à inverser : ϵ_{air} traduisant la sensibilité de ν_d à $\|\mathbf{u}_{air}\|$. Le meilleur ajustement est obtenu avec une procédure de moindres carrés pour $\epsilon_{air} = 30 \text{ s} \cdot \text{m}^{-1}$. Les probabilités de dépôt résultant de ce modèle pour les différentes tailles de tas et pour les différentes vitesses d'écoulement, sont affichées dans la Fig. 4.25.

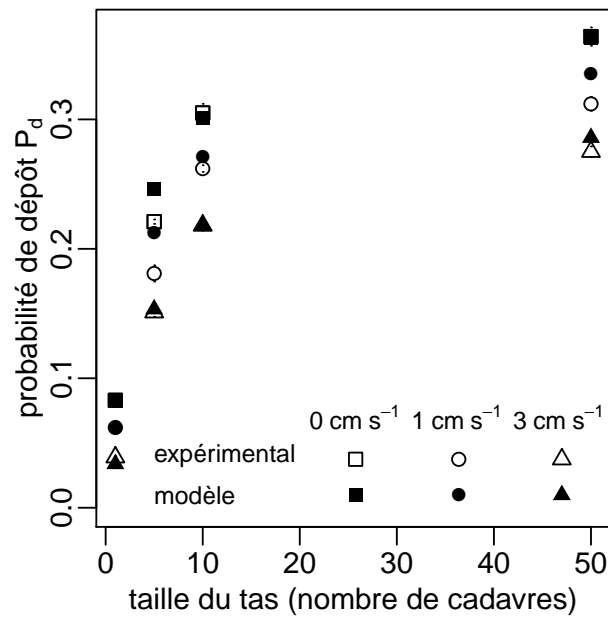


FIGURE 4.25: Inversion de la dépendance des fréquence de dépôt $\nu_d(s, \|\mathbf{u}_{air}\|)$ à la vitesse de l'air $\|\mathbf{u}_{air}\|$ à la hauteur sensible. Cette figure montre les probabilités de dépôt P_d mesurées expérimentalement et celle prédites par le modèle d'agrégation avec écoulement d'air en utilisant pour le déplacement le modèle de suivi de bord "à seuil", pour les différentes tailles de tas (1, 5, 10 et 50 cadavres) et pour les différentes conditions d'écoulement ($\|\mathbf{u}_{air}\| = 0$, $\|\mathbf{u}_{air}\| \approx 1 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$ et $\|\mathbf{u}_{air}\| \approx 3 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$).

4.6.4 Validation du modèle d'agrégation avec écoulement d'air

Nous disposons maintenant d'un modèle d'agrégation complètement inversé, prenant en compte le phénomène de suivi de bord (à l'aide de notre modèle à "seuil") et l'effet de l'écoulement d'air sur le comportement de dépôt. Nous pouvons simuler les dynamiques d'agrégation en présence d'un écoulement d'air résultant de ce modèle en couplant notre code d'agrégation à notre code de mécanique des fluides. Pour l'écoulement, nous utilisons les conditions aux limites simplifiées décrites dans la Sec. 4.6.2.2. Elles correspondent à un écoulement de Couette, orienté de la paroi froide vers la paroi chaude, avec un gradient vertical constant du module de vitesse. Nous fixons d'abord ce gradient de façon à obtenir une vitesse $\|\mathbf{u}_{air}\| = 1 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$ à la hauteur sensible, ce qui correspond l'écoulement observé dans la plus grande partie de l'arène expérimentale (toute la zone 1 de la Fig. 4.15). Nous calculons à partir des résultats des simulations les mêmes observables d'agrégation que celles calculées dans la Sec. 4.6.1 pour les expériences. Nous n'observons pas d'effet significatif du courant d'air sur les dynamiques d'agrégation prédites dans ces conditions (la tendance va toutefois dans le sens des observations expérimentales : allongement des tas dans la direction du courant d'air et déplacement des tas dans le sens du courant, cf. Fig. 4.26). Nous utilisons alors un courant d'air plus fort ($\|\mathbf{u}_{air}\| = 3 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$ à la hauteur sensible comme observé expérimentalement dans la zone 2 de l'arène). Les résultats des simulations dans ces nouvelles conditions sont indiqués par la Fig. 4.27. Les principales tendances expérimentales (l'allongement des tas dans la direction du courant d'air et leur déplacement dans le sens du courant) sont maintenant reproduites nettement par le modèle : les tas sont allongés dans la direction du courant d'air d'un facteur 1.5 (ce qui est très proche du facteur d'allongement observé expérimentalement se situant entre 1.5 et 2) et se déplacent dans le sens du courant avec une vitesse de 10 à 15 mm par jour (ce qui est la moitié de la vitesse de 20 à 25 mm par jour observée expérimentalement). Notons que notre modèle ne reproduit pas l'observation expérimentale que le nombre de tas en présence d'écoulement d'air est légèrement plus faible qu'en absence de courant d'air. A titre d'information nous avons également simulé le modèle pour $\|\mathbf{u}_{air}\| = 5 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$, ce qui conduit sans surprise à un allongement plus fort et un déplacement plus rapide des tas (Fig. 4.28).

La Fig. 4.29 affiche les champs des vitesses d'écoulement d'air calculés par notre code de mécanique des fluides autour des structures agrégatives à plusieurs instants du processus d'agrégation de cadavres simulé. Cette figure illustre le couplage entre les dynamiques des tas de cadavres et du courant d'air que nous avons décrit dans la Sec. 4.3.3 : dès que des petits tas sont formés, ils font obstacle à l'écoulement de l'air qui doit les contourner. La vitesse d'air est donc plus élevée sur les côtés du tas que devant et derrière le tas (vis-à-vis

du courant d'air) et on observe notamment une grande "zone morte" (où la vitesse d'air est plus petite) derrière le tas. Comme la fréquence de dépôt est une fonction décroissante de cette vitesse, le nombre de dépôts diminue sur les côtés du tas et augmente à l'arrière du tas ce qui explique l'observation que les tas s'allongent et se déplacent. Cette figure montre aussi que, lorsque plusieurs tas sont initialement alignés dans la direction de l'écoulement, ils peuvent fusionner lorsqu'ils s'allongent ce qui conduit à un tas encore plus allongée.

L'accord qualitatif obtenu entre les prédictions de notre modèle d'agrégation et les observations expérimentales est à nos yeux satisfaisant étant donné les incertitudes restantes et les hypothèses de modélisation utilisées. Notre modèle ne comporte notamment pas d'effet du courant d'air sur le comportement de prise (le courant d'air agit uniquement sur le comportement de dépôt) mais les fortes incertitudes statistiques sur les valeurs mesurées des probabilités de prise utilisées lors de l'inversion du modèle autorisent aussi la proposition d'un modèle contenant un effet de l'écoulement d'air sur le comportement de prise : on peut envisager que la fréquence de prise soit une fonction croissante de la vitesse d'air. Une telle modification augmenterait l'allongement et le déplacement des tas puisque la vitesse d'air est plus élevée sur les côtés du tas que devant et derrière le tas et que la "zone morte" est plus petite devant (face à l'écoulement) que derrière le tas. Enfin nous avons utilisé des conditions aux limites simplifiées pour le courant d'air. Soulignons enfin l'importance de la modélisation du phénomène de suivi de bord pour pouvoir étudier l'effet d'un courant d'air sur les dynamiques d'agrégation : nous avons par exemple constaté qu'un modèle sans suivi de bord (utilisant uniquement une marche de Pearson) conduit à des tas de cadavres plus denses (et donc plus hauts) que les tas expérimentaux. Cette différence au niveau de la géométrie conduit à un courant d'air également différent et il ne ferait plus aucun sens de comparer les prédictions du modèle d'agrégation réalisées en utilisant ce courant d'air aux observations expérimentales.

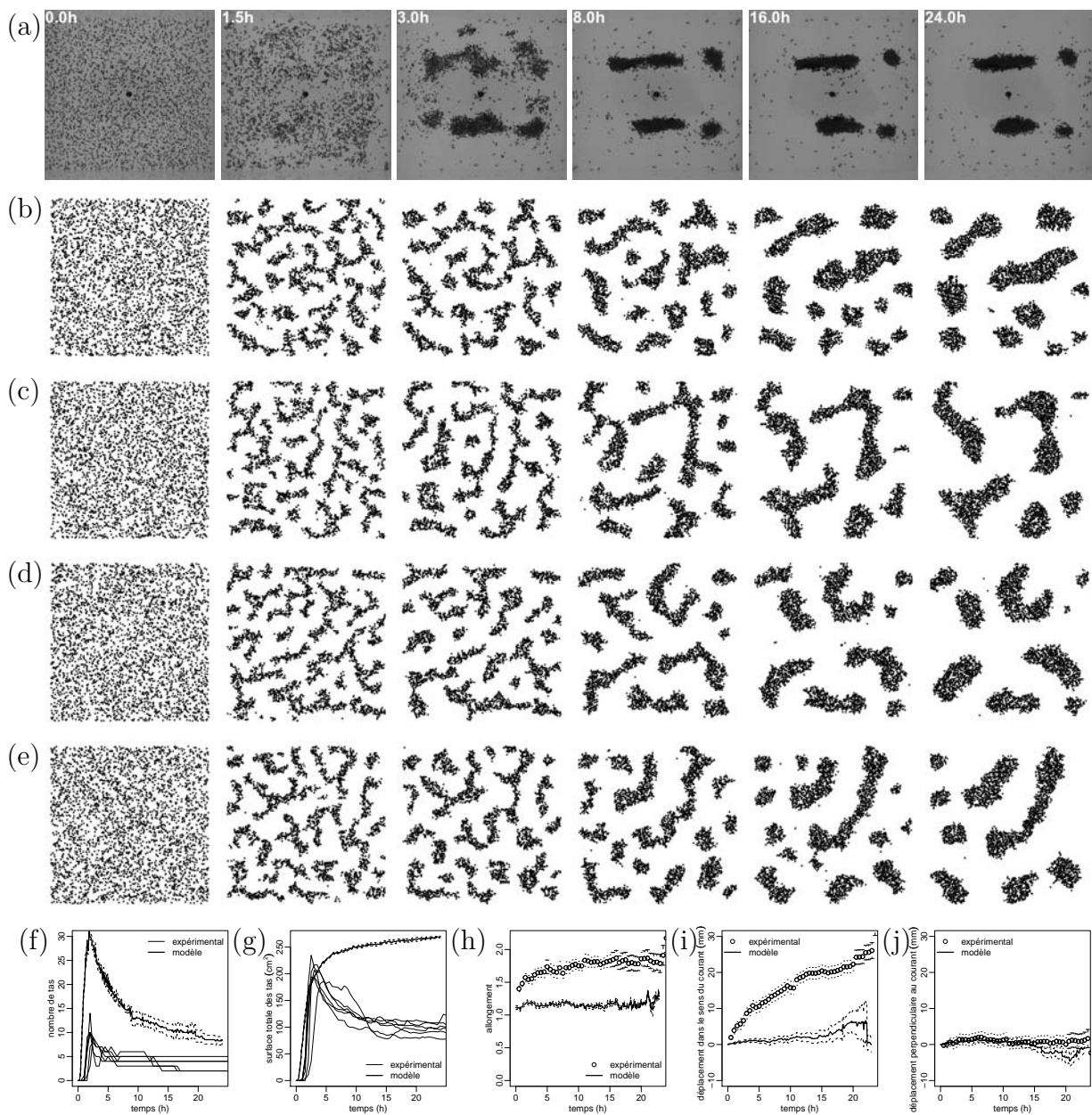


FIGURE 4.26: Prédications du modèle d'agrégation avec courant d'air ($\|\mathbf{u}_{air}\| \approx 1 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$ de gauche à droite). (a) Photos d'une réplification expérimentale (rappelés à titre indicatif). (b-e) Photos du champ de cadavres à différents instants du processus d'agrégation ($t=0, 1.5, 3, 8, 16$ et 24 h) pour 4 réplification de la simulation du modèle en utilisant pour le déplacement le modèle de suivi de bord "à seuil". (f-j) Observables d'agrégation (4 réplifications).

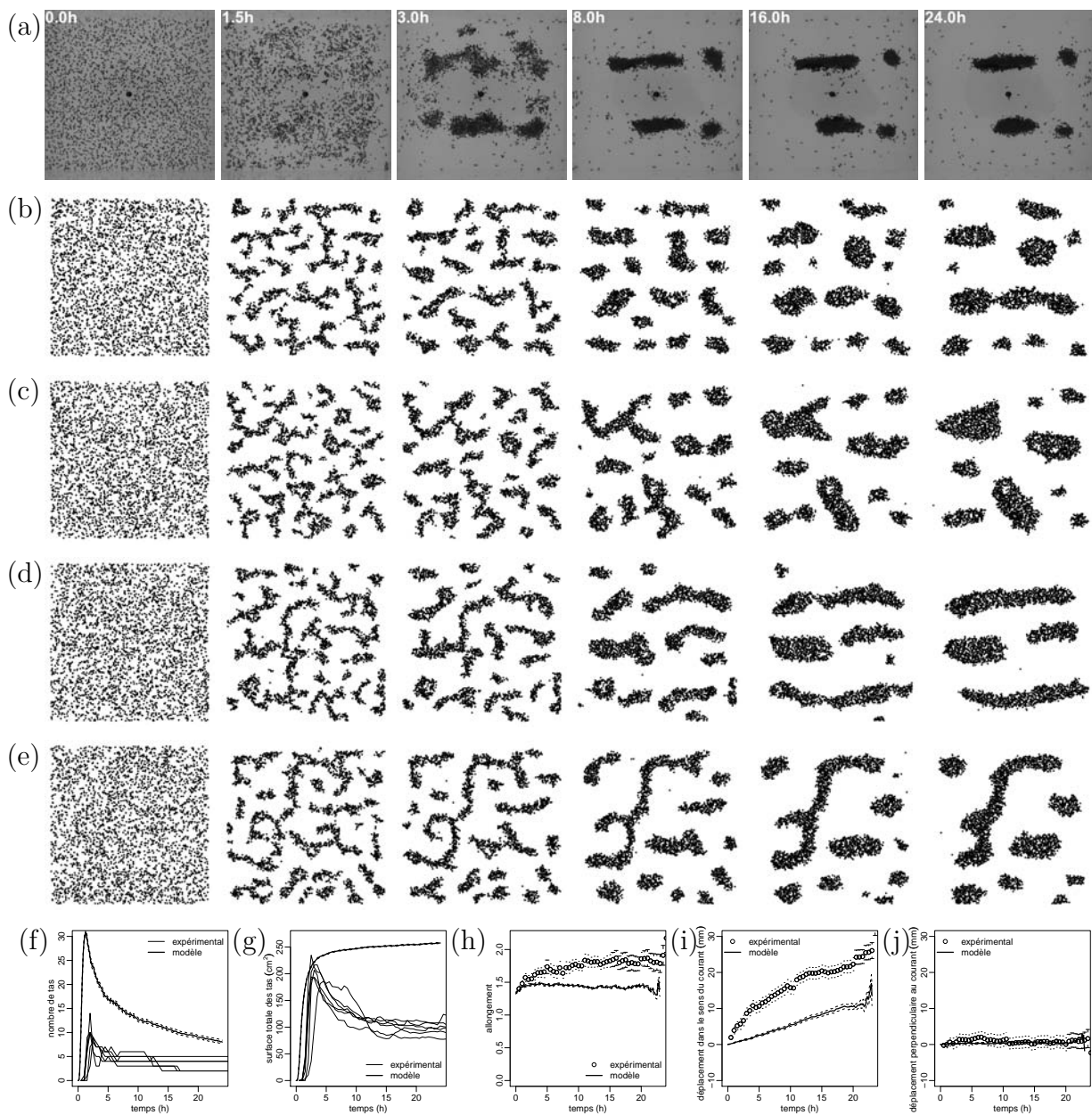


FIGURE 4.27: Prédications du modèle d'agrégation avec courant d'air ($\|\mathbf{u}_{air}\| \approx 3 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$ de gauche à droite). (a) Photos d'une réplification expérimentale (rappelés à titre indicatif). (b-e) Photos du champ de cadavres à différents instants du processus d'agrégation ($t=0, 1.5, 3, 8, 16$ et 24 h) pour 4 réplification de la simulation du modèle en utilisant pour le déplacement le modèle de suivi de bord "à seuil". (f-j) Observables d'agrégation (26 réplifications).

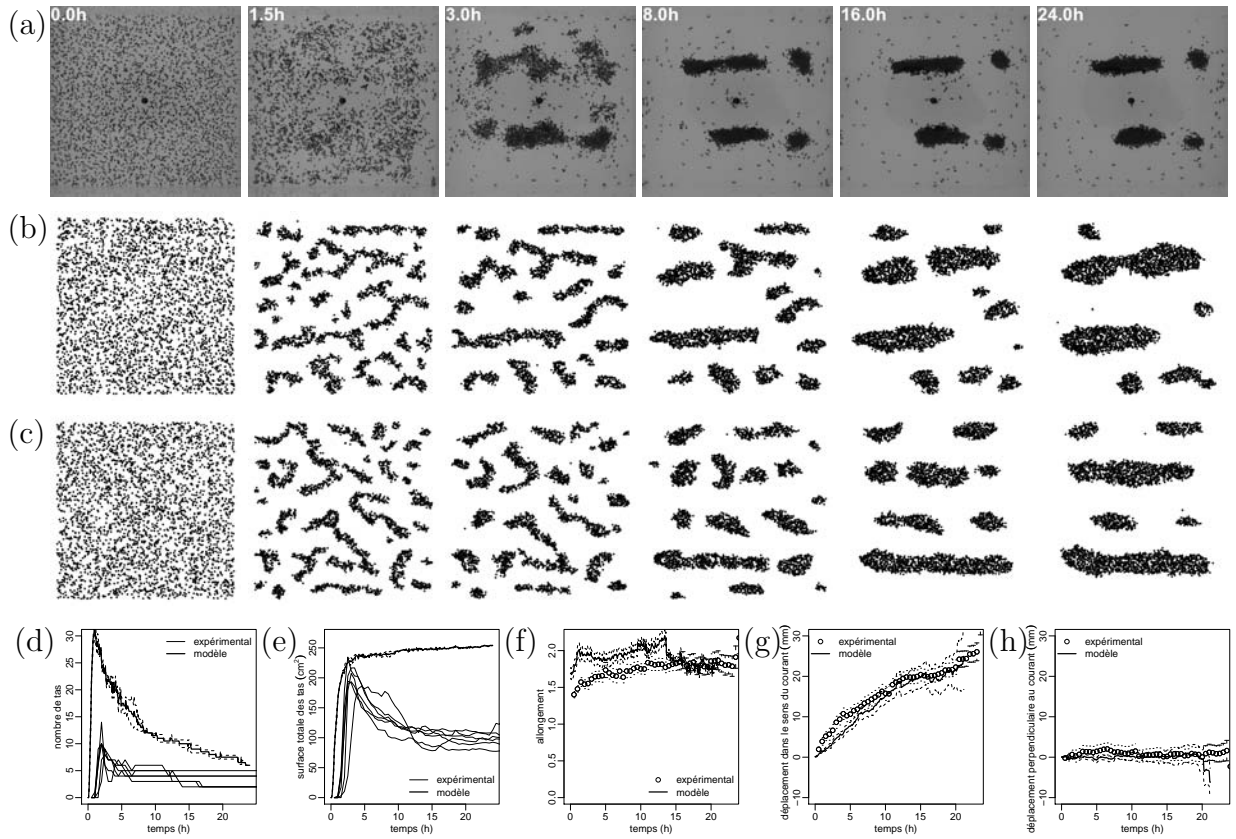


FIGURE 4.28: Prédications du modèle d'agrégation avec courant d'air ($\|\mathbf{u}_{air}\| \approx 5 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$ de gauche à droite). (a) Photos d'une réplification expérimentale (rappelés à titre indicatif). (b-c) Photos du champ de cadavres à différents instants du processus d'agrégation ($t=0, 1.5, 3, 8, 16$ et 24 h) pour 2 réplification de la simulation du modèle en utilisant pour le déplacement le modèle de suivi de bord "à seuil". (d-h) Observables d'agrégation (2 réplifications).

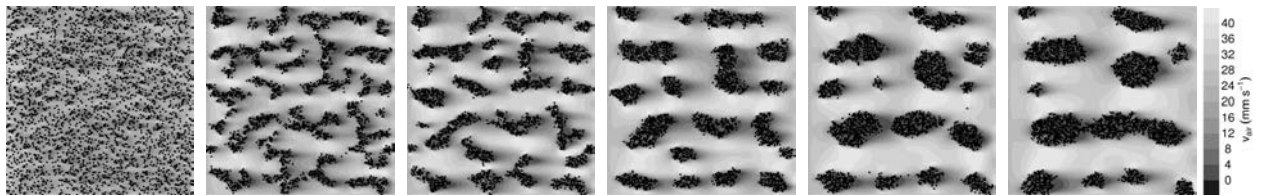


FIGURE 4.29: Carte des vitesses d'écoulement d'air $\|\mathbf{u}_{air}\|$ à la hauteur sensible correspondant à la première réplification affichée dans la Fig. 4.27 ($t=0, 1.5, 3, 8, 16$ et 24 h).

Chapitre 5

Conclusion et perspectives

Au cours de cette thèse, notre travail de modélisation de l'agrégation de cadavres et du suivi de bord dans ce contexte nous a conduit à nous questionner sur plusieurs aspects de la démarche de modélisation au contact de l'expérimental que nous retrouverons dans le cadre des études sur la construction. Ces réflexions ont notamment conduit à l'article méthodologique présenté dans le premier chapitre du présent document. L'objectif d'une telle modélisation est plus que la simple capacité à reproduire certains traits marquants de la dynamique d'agrégation ou de construction observée. Tout aussi important est l'objectif d'identifier avec confiance les comportements individuels conduisant à cette dynamique, dans le but de discuter les mécanismes comportementaux mis en oeuvre et de contribuer ainsi aux recherches neurologiques et physiologiques, voire cognitives. Nous avons donné dans le Chap. 2 l'exemple de l'absence d'utilisation de capacités de mémorisation par une fourmi dans le contexte de l'agrégation de cadavres. Notre travail sur le suivi de bord d'un tas de cadavres par une fourmi dans le Chap. 3 nous permet de donner un autre exemple : pour expliquer l'observation que la trajectoire d'une fourmi est en moyenne plus grande que ne le prédirait la marche de Pearson utilisée par la fourmi en champ libre et pour expliquer la dépendance de cette longueur à la courbure du bord, il n'est pas nécessaire d'introduire un acte d'alignement avec la direction parallèle au bord (ce qui sous-entendrait une boucle sensori-motrice plus complexe et spécifique à l'acte de suivi d'un bord). Notre modèle de marche à fréquence de changement asymétrique fournit une explication plus économe : il est possible que la fourmi ne change rien à son comportement lorsqu'elle se déplace vers le bord (même comportement de rotation aux moments des changements de direction, même fréquence de changement de direction) et que lorsqu'elle se déplace dans une autre direction, perçue comme moins favorable, elle ne change toujours rien à son comportement de rotation

et ne modifie que sa *fréquence* de rotation. Sans reprendre ici l'ensemble des arguments du Chap. 2, si l'objectif est d'assurer que le travail de modélisation puisse être considéré comme une contribution solide aux recherches sur le comportement individuel des insectes, alors les contraintes sur la démarche sont fortes et posent des très nombreuses difficultés pratiques. Elles définissent en particulier les limites au-delà desquelles chercher à affiner le modèle manquerait de pertinence sans un travail expérimental supplémentaire. Nous avons mis en avant cet argument pour interrompre notre exploration à deux endroits dans cette thèse : à la fin de la Sec. 3.7 et de la Sec. 4.5. Dans le premier cas, nous avons étudié le suivi du bord d'une arène expérimentale ou d'un obstacle circulaire par une blatte ou une fourmi. Nous avons tenté une première modélisation à l'aide de notre marche asymétrique de référence. Ce modèle prédit des densités de probabilité de présence trop fortes près du bord et un effet trop faible de la courbure du bord sur la longueur moyenne de suivi. Face à ce constat nous avons simplement indiqué des variantes de la marche asymétrique jouant sur la dépendance angulaire de la fréquence de changement de direction qui devraient permettre de modifier les prédictions dans le sens des observations expérimentales. Mais comme nous ne disposons pas de données détaillées concernant la distribution angulaire des insectes et n'avons pas encore suffisamment approfondi notre compréhension théorique des variantes du modèle (notamment en ce qui concerne le raccord d'un tel modèle de marche, utilisée dans la zone de bord, à la marche de Pearson, utilisée loin du bord), nous n'avons pas cherché à aller plus loin dans cette direction. De même, lorsque nous avons étudié le processus d'agrégation dans le Chap. 4, nous nous sommes contentés d'un modèle d'agrégation qui prédit des tas trop étalés, alors que nous montrons dans l'article fourni en début de ce chapitre qu'il est possible d'obtenir un ajustement bien meilleur en utilisant une des versions du modèle qui ont été envisagées pendant la phase de recherche ayant conduit à la proposition du modèle final (cf. Sec. 3.3) et qui n'a pas été validée avec la même exigence de rigueur que ce modèle final. Les écarts aux observations expérimentales nous amènent par contre à indiquer des pistes de recherche : il faudrait certainement étudier plus en détails l'acte de dépôt (il est possible qu'en déposant, les fourmis "calent" les cadavres contre les cadavres au sol dans leur voisinage ce qui conduirait à des tas plus denses) ainsi que le déplacement dans la phase initiale (les configurations à faible densité dans lesquelles la fourmi perçoit des cadavres sur plusieurs côtés). L'étude de ces éléments du modèle dépasse l'objectif que nous nous sommes fixés en choisissant l'exemple particulier de l'agrégation de cadavres, mais pour les travaux futurs concernant la construction il sera certainement utile de tenir compte de ce constat lors de la mise en place des protocoles expérimentaux : il ne suffit pas d'inverser le modèle de déplacement à partir d'expériences réalisées avec des configurations à forte densité de cadavres (de type tas pour l'agrégation de cadavres et de type pilier pour la construction)

mais il est également nécessaire de considérer avec attention des configurations à faible densité.

Dans ces futurs travaux sur la construction, nous imaginons que nous pourrions utilement nous appuyer sur le modèle de marche aléatoire à fréquence de changement de direction asymétrique proposé dans le Chap. 3 pour étudier le déplacement des insectes sur la surface des structures émergentes. Ces structures, que nous avons rapidement présentées dans l'introduction, sont tridimensionnelles. Les insectes ne se déplacent pas uniformément sur leur surface. Ils ont par exemple tendance à se déplacer le long de tunnels ou autour de piliers. Mais une première difficulté, indépendamment de toute tendance de suivi de bord, est déjà posée par la définition de la marche sur une telle surface non plane. Comment définir le libre parcours de la marche aléatoire ? Sur une surface plane il s'agissait d'un déplacement en ligne droite mais une telle ligne droite n'existe généralement pas sur une structure non plane. Les travaux théoriques préliminaires menées à ce sujet dans l'équipe DYNACTOM [80] proposent de remplacer la notion de ligne droite par celle de géodésique (correspondant à la plus courte ligne sur la surface reliant deux points de cette surface). Des premiers travaux expérimentaux sont également en cours dans l'équipe DYNACTOM (acquisition et analyse de trajectoires d'une fourmi à la surface d'une boule en lévitation). Lorsque l'on introduira l'équivalent du phénomène de suivi de bord au sein de telles structures, une deuxième question sera celle de la définition du vecteur orientation ω_n et du stimulus de bord s . Pour étudier l'agrégation de cadavres nous avons défini ces grandeurs à partir du champ de cadavres et avons vu qu'ils peuvent être reliés au gradient de la densité de cadavres lorsque l'on considère un champ de cadavres continu. Pour la construction, les objets ne sont pas des cadavres mais correspondent aux particules du matériau de construction. La densité d'objets en un point pourrait alors être remplacée par la hauteur, par rapport à un plan horizontal, de matériau de construction en ce point et on pourrait définir ω_n et s à partir du gradient de cette hauteur. Bien sûr cette piste ne sera pertinente que dans la première phase de construction à partir d'une surface plane. Une autre piste pourrait être de considérer la courbure locale de la structure. Le fait que notre marche à fréquence de changement asymétrique conduise au niveau macroscopique à une équation de dérive-diffusion ainsi que l'isotropie de la fonction de distribution stationnaire du modèle de référence (indépendamment de la complexité de la géométrie) seront alors particulièrement intéressants. Ils permettront par exemple d'envisager l'utilisation de modèles de type réacto-diffusif pour décrire la dynamique de construction d'un point de vue macroscopique (l'évolution du champ de densité du matériau de construction serait alors décrite à l'aide d'une équation comportant une composante dérive-diffusive, correspondant au transport du matériau de construction par les insectes, et une composante réactive, correspondant aux prises et aux dépôts). Si elles sont préservées dans le contexte

de la construction, les propriétés de notre modèle de référence auront aussi un intérêt fort en termes de procédure d'inversion (en particulier dans des géométries plus complexes qu'un simple plan, par exemple le déplacement dans un tunnel ou autour d'un pilier). Pour inverser l'unique paramètre k de notre modèle de référence, il suffit en effet de mesurer le champ de densité de probabilité de présence en tout point. L'Eq. 3.112 permet de calculer à partir de ce champ le coefficient de stratification k . Or la densité de probabilité de présence d'un insecte en un point peut être déterminée expérimentalement de façon simple à partir des acquisitions vidéos (en mesurant pour chaque pixel le nombre d'images pour lesquelles le pixel est occupé par un insecte). Il n'est en particulier pas nécessaire de suivre les trajectoires des insectes, ce qui est un exercice beaucoup plus long et compliqué. Notons également que le gradient du champ de densité de probabilité de présence (à l'état stationnaire) nous donne directement le vecteur orientation ω_n en chaque point ce qui nous permettra d'explorer simplement les façons de représenter la dépendance de ce vecteur orientation aux caractéristiques de la structure. Notons cependant qu'en en restant à la seule observation du champ de densité, nous prendrions le risque (détaillé au Chap. 2) de sur-interpréter le mécanisme comportemental individuel : sans une information plus détaillée concernant la fonction de distribution, rien ne nous permettrait alors d'affirmer que notre modèle de référence, même s'il s'avérait compatible avec les observations macroscopiques, soit pertinent d'un point de vue biologique. Le suivi de trajectoires restera donc essentiel (au moins pour un nombre suffisant de configurations permettant la validation des concepts comportementaux).

De façon plus spéculative, les marches à fréquence de changement de direction asymétrique pourraient aussi avoir un intérêt en dehors des phénomènes d'agrégation et de construction. Il existe de nombreux exemples de suivi de directions préférentielles comme les oiseaux en vols de migration suivant des repères visuels tels que des autoroutes, les poissons nageant autour de récifs de corail ou d'un DCP (Dispositif Concentrateur de Poissons [81]) ou encore, à une autre échelle, la migration collective de cellules cancéreuses dans un tissu sain [82]. L'utilisation des marches asymétriques dans ces situations nécessiterait de refaire les dérivations formelles (description macroscopique, solution stationnaire, longueur moyenne de suivi) en considérant un espace tri-dimensionnel (avec des marcheurs qui ne sont pas contraints à se déplacer à la surface d'une structure comme dans le cas de la construction). Enfin, il pourrait aussi être intéressant d'étudier les possibilités d'utiliser les marches asymétriques dans des situations où sont aujourd'hui utilisées des modèles dans lesquelles le marcheur s'aligne avec une direction préférentielle lors de ses changements de direction, sans que ce mécanisme d'alignement ait toutefois pu être validé expérimentalement. Dans cette catégorie il y a notamment les différentes variantes des modèles à "forces" d'attraction, d'alignement et de répulsion [83], utilisés lors de l'étude des bancs de poissons ou des essaims

d'oiseaux.

Enfin, pour revenir aux insectes, nous avons terminé cette thèse par l'étude de l'interaction du processus d'agrégation de cadavres avec un courant d'air et pourtant une telle étude n'est pas envisagée dans l'avenir immédiat en ce qui concerne la construction (car des questions essentielles comme celle de l'interaction structure-déplacement au coeur des nids sont prioritaires). Nous espérons toutefois avoir préparé utilement le terrain à long terme : Nous avons notamment été attentifs, d'un point de vue technique, à choisir avec la méthode de Boltzmann sur réseau une approche de simulation des courants d'air permettant de prendre en compte efficacement la complexité tri-dimensionnelle des structures de nid.

Annexe A

Étude analytique des marches asymétriques conduisant à des distributions stationnaires non isotropes

Nous écrivons la fréquence de changement de direction sous la forme $\nu(\theta) = \nu_l(x)q(\theta)$ et nous cherchons des fonctions $q(\theta)$ conduisant à des champs de la fonction de distribution stationnaire s'écrivant de la forme $f_{stat}(x, \theta) = \eta_{stat}(x)\tilde{f}_{stat}(\theta)$ (où $\eta_{stat}(x)$ est le champ de densité, ce qui implique la contrainte $\int_{-\pi}^{+\pi} \tilde{f}_{stat}(\theta)d\theta = 0$). Nous nous plaçons dans les conditions restreintes où la fonction de phase est isotrope et où le bord est droit.

Démonstration L'équation de transport s'écrit à l'état stationnaire

$$c \cos \theta \frac{\partial f_{stat}}{\partial x} = -\nu f_{stat} + \int_{-\pi}^{+\pi} \nu' f'_{stat} \frac{1}{2\pi} d\theta' \quad (\text{A.1})$$

En remplaçant f_{stat} et ν par leurs expressions, nous avons

$$\frac{c}{\nu_l} \frac{1}{\eta_{stat}} \frac{\partial \eta_{stat}}{\partial x} = -\frac{q}{\cos \theta} + \frac{1}{2\pi} \frac{1}{\cos \theta} \frac{1}{\tilde{f}_{stat}} \int_{-\pi}^{+\pi} q' \tilde{f}'_{stat} d\theta' \quad (\text{A.2})$$

Le terme de gauche dépend uniquement de x et le terme de droite uniquement de θ . Il existe donc une constante K vérifiant

$$\begin{cases} \frac{c}{\nu_l} \frac{1}{\eta_{stat}} \frac{\partial \eta_{stat}}{\partial x} = K \\ -\frac{q}{\cos \theta} + \frac{1}{2\pi} \frac{1}{\cos \theta} \frac{1}{\tilde{f}_{stat}} \int_{-\pi}^{+\pi} q' \tilde{f}'_{stat} d\theta' = K \end{cases} \quad (\text{A.3})$$

La première égalité signifie que le champ de densité stationnaire est stratifié exponentiellement (comme pour le modèle de référence), soit

$$\eta_{stat}(x) = \eta_{stat}(0) \exp \left(K \int_0^x \frac{\nu_l}{c} dy \right) \quad (\text{A.4})$$

Remarque : Le coefficient de stratification est donc $k = \frac{\nu_l}{c} K$ (et peut donc varier spatialement si ν_l ou c sont des fonctions de x).

La deuxième égalité est une équation de Fredholm de deuxième espèce. En posant

$$D = q \tilde{f}_{stat} \quad E = \frac{q + K \cos \theta}{q} D \quad H = \frac{D}{E} \quad (\text{A.5})$$

nous obtenons

$$E = \frac{1}{2\pi} \int_{-\pi}^{+\pi} H' E' d\theta' \quad (\text{A.6})$$

ce qui équivaut à

$$\begin{cases} E \text{ indépendant de } \theta \text{ (et de } x) \\ \text{si } E \neq 0 \text{ alors } \frac{1}{2\pi} \int_{-\pi}^{+\pi} H' d\theta' = 1 \end{cases} \quad (\text{A.7})$$

Cherchons des solutions non triviales de Eq. A.7 c'est-à-dire des fonctions $q(\theta)$ vérifiant

$$\frac{1}{2\pi} \int_{-\pi}^{+\pi} \frac{q}{q + K \cos \theta} d\theta = 1 \quad (\text{A.8})$$

Une famille de solutions est

$$q(\theta) = \frac{1}{\phi(\theta)} - K \cos \theta \quad (\text{A.9})$$

avec $\int_{-\pi}^{+\pi} \phi(\theta) \cos \theta d\theta = 0$ (flux nul). On a alors $\tilde{f}_{stat} = \Phi E$.

Remarque : Évidemment, les conditions aux limites doivent aussi être compatibles avec

la solution $\tilde{f}_{stat}(\theta)$.

Utilisation pratique Cette démonstration peut être utilisée soit pour calculer le champ de la fonction de distribution stationnaire $f_{stat}(x, \theta)$ correspondant à une fonction comportementale $q(\theta)$ donnée (résolution directe), soit pour déterminer une fonction comportementale $q(\theta)$ permettant d'obtenir un champ de la fonction de distribution stationnaire $f_{stat}(x, \theta)$ donné (inversion ou détermination des paramètres comportementaux) :

- La relation $\Phi = \frac{\tilde{f}_{stat}}{E}$ fournit la fonction $q(\theta)$ permettant de réaliser n'importe quelle fonction de distribution $f_{stat}(x, \theta) = \eta_{stat}(x)\tilde{f}_{stat}(\theta)$ vérifiant les deux conditions $\{\eta_{stat}(x)$ stratifiée exponentiellement $\}$ et $\{\tilde{f}_{stat}(\theta)$ à flux nul $\}$ ainsi que la contrainte physique $\{\nu(\theta) > 0$ pour toutes les directions $\theta\}$.
- La relation $\tilde{f}_{stat} = \frac{E}{q + K \cos \theta}$ fournit la fonction de distribution $f_{stat}(x, \theta) = \eta_{stat}(x)\tilde{f}_{stat}(\theta)$ résultant de n'importe quelle fonction $q(\theta)$ de la forme générique indiquée par l'Eq. A.9.

Bibliographie

- [1] J. Turner. Architecture and morphogenesis in the mound of *Macrotermes michaelsoni* in northern Namibia, *Cimbebasia* 16 :143–175 (2000).
- [2] J. Turner. *The extended organism : the physiology of animal-built structures*, Harvard Univ Pr (2000).
- [3] A. Perna, C. Jost, E. Couturier, S. Valverde, S. Douady and G. Theraulaz. The structure of gallery networks in the nests of termite *Cubitermes spp.* revealed by X-ray tomography, *Naturwissenschaften* 95 :877–884 (2008).
- [4] J. Korb. Thermoregulation and ventilation of termite mounds, *Naturwissenschaften* 90 :212–219 (2003).
- [5] M. Bollazzi and F. Roces. To build or not to build : circulating dry air organizes collective building for climate control in the leaf-cutting ant *Acromyrmex ambiguus*, *Animal Behaviour* 74 :1349–1355 (2007).
- [6] J. S. Turner. Ventilation and thermal constancy of a colony of a southern African termite (*Odontotermes transvaalensis* : Macrotermitinae), *J. Arid Environ.* 28 :231–248 (1994).
- [7] A. Khung, G. Theraulaz, C. Jost, A. Perna and J. Gautrais. A computational model of ant nest morphogenesis, under submission.
- [8] P. Grassé. La reconstruction du nid et les coordinations inter-individuelles chez *Bellicositermes natalensis* et *Cubitermes sp.* La théorie de la stigmergie : Essai d’interprétation du comportement des termites constructeurs, *Insectes sociaux* 6 :41–80 (1959).
- [9] J. Deneubourg. Application de l’ordre par fluctuations a la description de certaines étapes de la construction du nid chez les termites, *Insectes Sociaux* 24 :117–130 (1977).
- [10] P. Courtois and F. Heymans. A simulation of the construction process of a termite nest, *Journal of theoretical biology* 153 :469–475 (1991).

-
- [11] E. Bonabeau, G. Theraulaz, J. L. Deneubourg, N. R. Franks, O. Rafelsberger, J.-L. Joly and S. Blanco. A model for the emergence of pillars, walls and royal chambers in termite nests, *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 353 :1561–1576 (1998).
 - [12] N. Franks, A. Wilby, B. Silverman and C. Tofts. Self-organizing nest construction in ants : sophisticated building by blind bulldozing, *Animal Behaviour* 44 :357–375 (1992).
 - [13] N. Franks, J. Deneubourg et al. Self-organizing nest construction in ants : individual worker behaviour and the nest's dynamics, *Animal Behaviour* 54 :779–796 (1997).
 - [14] J. Deneubourg and N. Franks. Collective control without explicit coding : the case of communal nest excavation, *Journal of insect behavior* 8 :417–432 (1995).
 - [15] E. Toffin, D. Di Paolo, A. Campo, C. Detrain and J. Deneubourg. Shape transition during nest digging in ants, *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106 :18616–18620 (2009).
 - [16] E. Toffin, J. Kindekens and J. Deneubourg. Excavated substrate modulates growth instability during nest building in ants, *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences* 277 :2617–2625 (2010).
 - [17] G. Theraulaz, E. Bonabeau, S. C. Nicolis, R. V. Solé, V. Fourcassié, S. Blanco, R. Fournier, J.-L. Joly, P. Fernández, A. Grimal and P. Dalle. Spatial pattern in ant colonies, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 99 :9645–9646 (2002).
 - [18] M. Challet. *Influence de la température et des courants d'air sur la morphogénèse des cimetières chez la fourmi Messor Sancta*, Ph.D. thesis, Université Toulouse III - Paul Sabatier : UFR Sciences de la Vie et de la Terre (2005).
 - [19] C. Jost, J. Verret, E. Casellas, J. Gautrais, M. Challet, J. Lluc, S. Blanco, M. Clifton and G. Theraulaz. The interplay between a self-organized process and an environmental template : corpse clustering under the influence of air currents in ants, *Journal of the Royal Society Interface* 4 :107–116 (2007).
 - [20] E. Casellas, J. Gautrais, R. Fournier, S. Blanco, M. Combe, V. Fourcassie, G. Theraulaz and C. Jost. From individual to collective displacements in heterogeneous environments, *Journal of Theoretical Biology* 250 :424–434 (2008).
 - [21] S. Lacoste. *Morphogénèse et systèmes Dissipatifs Interaction structure - écoulements*, Master's thesis, Université Paul Sabatier - Toulouse III (2000).
 - [22] N. Franks and A. Sendova-Franks. Brood sorting by ants : distributing the workload over the work-surface, *Behavioral Ecology and Sociobiology* 30 :109–123 (1992).
 - [23] B. Hölldobler and E. Wilson. *The ants*, volume 2, Belknap Press of Harvard University Press (1990).

-
- [24] E. Gorb and S. Gorb. Effects of seed aggregation on the removal rates of elaiosome-bearing *Chelidonium majus* and *Viola odourata* seeds carried by *Formica polyctena* ants, *Ecological Research* 15 :187–192 (2000).
- [25] A. Hart and F. Ratnieks. Leaf caching in *Atta* leafcutting ants : discrete cache formation through positive feedback, *Animal behaviour* 59 :587–591 (2000).
- [26] J. Deneubourg, S. Goss, N. Franks, A. Sendova-Franks, C. Detrain and L. Chrétien. The dynamics of collective sorting robot-like ants and ant-like robots, in *Proceedings of the first international conference on simulation of adaptive behavior on From animals to animats*, pp. 356–363 (1991).
- [27] T. Patterson, L. Thomas, C. Wilcox, O. Ovaskainen and J. Matthiopoulos. State-space models of individual animal movement, *Trends in ecology & evolution* 23 :87–94 (2008).
- [28] S. Camazine, J.-L. Deneubourg, N. R. Franks, J. Sneyd, G. Theraulaz and E. Bonabeau. *Self-organization in biological systems*, Princeton University Press, Princeton (2001).
- [29] P. Turchin. *Quantitative analysis of movement : measuring and modeling population redistribution in animals and plants*, Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, USA (1998).
- [30] J. Matthiopoulos, J. Harwood and L. Thomas. Metapopulation consequences of site fidelity for colonially breeding mammals and birds, *Journal of Animal Ecology* 74 :716–727 (2005).
- [31] P. Smouse, S. Focardi, P. Moorcroft, J. Kie, J. Forester and J. Morales. Stochastic modelling of animal movement, *Philosophical Transactions of the Royal Society B : Biological Sciences* 365 :2201 (2010).
- [32] E. Codling, M. Plank and S. Benhamou. Random walk models in biology, *Journal of the Royal Society Interface* 5 :813 (2008).
- [33] P. Kareiva and N. Shigesada. Analyzing insect movement as a correlated random walk, *Oecologia* 56 :234–238 (1983).
- [34] D. Siniff and C. Jessen. A simulation model of animal movement patterns, *Advances in ecological research* 6 :185–219 (1969).
- [35] J. Skellam. The formulation and interpretation of mathematical models of diffusionary processes in population biology, *The mathematical theory of the dynamics of biological populations* pp. 63–85 (1973).
- [36] P. Bovet and S. Benhamou. Spatial analysis of animals' movements using a correlated random walk model, *Journal of theoretical biology* 131 :419–433 (1988).

-
- [37] E. Kandel, J. Schwartz, T. Jessell et al. *Principles of neural science*, volume 4, McGraw-Hill New York (2000).
 - [38] H. Berg. *Random walks in biology*, Princeton Univ Pr (1993).
 - [39] G. Viswanathan, V. Afanasyev, S. Buldyrev, E. Murphy, P. Prince and H. Stanley. Lévy flight search patterns of wandering albatrosses, *Nature* 381 :413–415 (1996).
 - [40] A. Edwards, R. Phillips, N. Watkins, M. Freeman, E. Murphy, V. Afanasyev, S. Buldyrev, M. da Luz, E. Raposo, H. Stanley et al. Revisiting Lévy flight search patterns of wandering albatrosses, bumblebees and deer, *Nature* 449 :1044–1048 (2007).
 - [41] D. Gunn. The humidity reactions of the wood-louse, *Porcellio scaber* (Latreille), *Journal of Experimental Biology* 14 :178 (1937).
 - [42] D. Dusenbery. *Sensory ecology : how organisms acquire and respond to information*, WH Freeman New York (1992).
 - [43] R. Jeanson, S. Blanco, R. Fournier, J. Deneubourg, V. Fourcassié and G. Theraulaz. A model of animal movements in a bounded space, *Journal of Theoretical Biology* 225 :443–451 (2003).
 - [44] K. Painter. Modelling cell migration strategies in the extracellular matrix, *Journal of mathematical biology* 58 :511–543 (2009).
 - [45] V. Calenbuhr, L. Chretien, J. Deneubourg and C. Detrain. A model for osmotropotactic orientation (II), *Journal of theoretical Biology* 158 :395–407 (1992).
 - [46] I. Couzin and N. Franks. Self-organized lane formation and optimized traffic flow in army ants, *Proceedings of the Royal Society of London. Series B : Biological Sciences* 270 :139 (2003).
 - [47] E. Boissard, P. Degond and S. Motsch. Trail formation based on directed pheromone deposition, *Arxiv preprint arXiv :1108.3495* (2011).
 - [48] F. Schweitzer, K. Lao and F. Family. Active random walkers simulate trunk trail formation by ants, *BioSystems* 41 :153–166 (1997).
 - [49] M. D’Orsogna, M. Suchard and T. Chou. Interplay of chemotaxis and chemokinesis mechanisms in bacterial dynamics., *Physical review. E, Statistical, nonlinear, and soft matter physics* 68 :021925 (2003).
 - [50] R. Erban and H. Othmer. Taxis equations for amoeboid cells, *Journal of mathematical biology* 54 :847–885 (2007).
 - [51] D. Helbing and P. Molnar. Social force model for pedestrian dynamics, *Physical review E* 51 :4282 (1995).

-
- [52] E. Codling, N. Hill, J. Pitchford and S. Simpson. Random walk models for the movement and recruitment of reef fish larvae, *Marine Ecology Progress Series* 279 :215–224 (2004).
- [53] P. Fisher, R. Merkl and G. Gerisch. Quantitative analysis of cell motility and chemotaxis in *Dictyostelium discoideum* by using an image processing system and a novel chemotaxis chamber providing stationary chemical gradients., *The Journal of cell biology* 108 :973 (1989).
- [54] R. Leuthold, O. Bruinsma and A. Huis. Optical and pheromonal orientation and memory for homing distance in the harvester termite *Hodotermes mossambicus* (Hagen), *Behavioral Ecology and Sociobiology* 1 :127–139 (1976).
- [55] J. Schmidt and J. Smith. Correlations between body angles and substrate curvature in the parasitoid wasp *Trichogramma minutum* : a possible mechanism of host radius measurement, *Journal of experimental biology* 125 :271 (1986).
- [56] R. Wehner. Sensory systems and behaviour, *Behavioural ecology* pp. 19–41 (1997).
- [57] M. Challet, C. Jost, A. Grimal, J. Lluc and G. Theraulaz. How temperature influences displacements and corpse aggregation behaviors in the ant *Messor Sancta*, *Insect. Soc.* 52 :305–315 (2005).
- [58] R. Jeanson, J. Deneubourg and G. Theraulaz. Discrete dragline attachment induces aggregation in spiderlings of a solitary species, *Animal behaviour* 67 :531–537 (2004).
- [59] M. Pillot, J. Gautrais, P. Arrufat, I. Couzin, R. Bon and J. Deneubourg. Scalable Rules for Coherent Group Motion in a Gregarious Vertebrate, *PloS one* 6 :e14487 (2011).
- [60] I. Hafig, C. Jost, V. Janei and A. M. Costa-Leonardo. The size of excavators within a polymorphic termite species governs tunnel topology, accepted for publication in *Animal Behaviour*.
- [61] R. Jeanson, P. Kukuk and J. Fewell. Emergence of division of labour in halictine bees : contributions of social interactions and behavioural variance, *Animal behaviour* 70 :1183–1193 (2005).
- [62] S. Blanco and R. Fournier. An invariance property of diffusive random walk, *Europhysics Letters* 61 :168–173 (2003).
- [63] K. Case and P. Zweifel. *Linear transport theory*, volume 29, Addison-Wesley Reading, MA (1967).
- [64] A. Ishimaru. *Wave propagation and scattering in random media*, volume 12, Wiley-IEEE Press (1999).
- [65] S. Redner. *A guide to first-passage processes*, Cambridge Univ Pr (2001).

-
- [66] A. Mazzolo. An invariance property of generalized Pearson random walks in bounded geometries, *Journal of Physics A : Mathematical and Theoretical* 42 :105002 (2009).
- [67] H. Othmer and T. Hillen. The diffusion limit of transport equations II : Chemotaxis equations, *SIAM Journal on Applied Mathematics* pp. 1222–1250 (2002).
- [68] E. Keller and L. Segel. Model for chemotaxis, *Journal of Theoretical Biology* 30 :225–234 (1971).
- [69] R. Erban and H. Othmer. From individual to collective behavior in bacterial chemotaxis, *SIAM Journal on Applied Mathematics* pp. 361–391 (2004).
- [70] R. Erban and H. Othmer. From signal transduction to spatial pattern formation in *E. coli* : a paradigm for multiscale modeling in biology, *SIAM J. Appl. Math* 65 :361–391 (2004).
- [71] T. Hillen and H. Othmer. The diffusion limit of transport equations derived from velocity-jump processes, *SIAM Journal on Applied Mathematics* pp. 751–775 (2000).
- [72] F. Chalub, P. Markowich, B. Perthame and C. Schmeiser. Kinetic models for chemotaxis and their drift-diffusion limits, *Monatshefte für Mathematik* 142 :123–141 (2004).
- [73] J. Gautrais, C. Jost, M. Soria, A. Campo, S. Motsch, R. Fournier, S. Blanco and G. The-raulaz. Analyzing fish movement as a persistent turning walker, *Journal of mathematical biology* 58 :429–445 (2009).
- [74] E. Casellas. *Influence d’un courant de convection naturelle sur les comportements individuels impliqués dans l’agrégation de cadavres chez la fourmi Messor sancta*, Master’s thesis, Université Paul Sabatier - Toulouse III (2005).
- [75] P. Cerdan. *Etude de la biologie, de l’écologie et du comportement des fourmis moisson-neuses du genre Messor (Hymenoptera, Formicidae) en Crau*, Ph.D. thesis, Université de Provence (Aix-Marseille) (1989).
- [76] B. Piaud. *Modélisation mésoscopique des écoulements avec changement de phase à partir de l’équation de Boltzmann-Enskog*, Ph.D. thesis, Université Toulouse III - Paul Sabatier (2007).
- [77] B. Piaud, S. Blanco, R. Fournier and M. J. Clifton. Energy-Conserving Lattice Boltz-mann Thermal Model in Two Dimensions, *Journal of Statistical Physics* 121 (2005).
- [78] S. Chen, S. P. Dawson, G. D. Doolen, D. R. Janecky and A. Lawniczak. Lattice methods and their applications to reacting systems, *Computers chem. Engineering* 19 :617–646 (1995).
- [79] S. Chen and G. D. Doolen. Lattice Boltzmann method for fluid flows, *Annual Review Fluid Mechanics* 30 :329–364 (1998).

-
- [80] T. Gross. *Formulation of the Boltzmann equation for transport along geodesics on curved surfaces. Contribution to the studies on dynamics on ant-nest building*, Master's thesis, Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät I. Institut für Physik. Humboldt-Universität zu Berlin (2010).
 - [81] M. Capello, M. Soria, P. Cotel, J. Deneubourg and L. Dagorn. Quantifying the interplay between environmental and social effects on aggregated-fish dynamics, *PLoS ONE* 6 :e28109 (2011).
 - [82] T. Deisboeck and I. Couzin. Collective behavior in cancer cell populations, *Bioessays* 31 :190–197 (2009).
 - [83] H. Chaté, F. Ginelli, G. Grégoire, F. Peruani and F. Raynaud. Modeling collective motion : variations on the Vicsek model, *The European Physical Journal B-Condensed Matter and Complex Systems* 64 :451–456 (2008).

Author: Sebastian Weitz

Title: Statistical modeling of diffusive and thigmotactic random walks in heterogeneous environments, starting from individual observations: Application to aggregation and construction phenomena in insect societies

Abstract:

Social insect nests are fascinating because, as complex and organized they may be, they are built in a self-organized way by insects who can be several orders of magnitude smaller than the structure. Here we address the study of the individual behavioral mechanisms involved in these morphogenetic processes through the example of corpse aggregation by a colony of ants *Messor Sancta*. We propose a non-reciprocal random walk model describing the effect of the structure on the insects' motion, based on individual observations, and we study the statistical properties of this model. We also model the interaction between the construction acts and a low speed airflow as an example of the couplings believed to be responsible for the adaptation of the nests to the environmental conditions.

Key words: self-organization, morphogenesis, social insects, nest building, thigmotactism, statistical modeling, random walks, Boltzmann transport equation, Lattice Boltzmann

Auteur : Sebastian Weitz

Titre : Modélisation de marches aléatoires diffuses et thigmotactiques en milieu hétérogène à partir d'observations individuelles : Application à l'agrégation et à la construction dans les sociétés d'insectes

Directeurs de Thèse : Richard Fournier et Guy Theraulaz

Lieu et date de soutenance : Toulouse, le 28 février 2012

Résumé :

Les nids des insectes sociaux fascinent car, aussi complexes et structurés qu'ils puissent être, ils sont construits de façon auto-organisée par des insectes qui peuvent être de plusieurs ordres de grandeur plus petits que la structure. Nous abordons ici l'étude des mécanismes de comportement individuel impliqués dans ces processus de morphogenèse à travers l'exemple de l'agrégation de cadavres par une colonie de fourmis *Messor Sancta*. Nous proposons un modèle de marche aléatoire non réciproque faisant émerger un suivi des structures, appuyé sur des observations individuelles et dont nous étudions les propriétés statistiques. Nous modélisons également l'interaction entre les actes de construction et un écoulement d'air de faible vitesse comme un exemple des couplages écoulement-constructions supposés responsables de l'adaptation des nids aux conditions environnementales.

Mots clés : auto-organisation, morphogenèse, insectes sociaux, construction de nids, thigmotactisme, modélisation statistique, marches aléatoires, équation de transport, Boltzmann-sur-réseau

Discipline : Énergétique et transferts

Laboratoire Laplace et Conversion d'Énergie (LAPLACE)

UMR 5213 CNRS - INP - UPS

Université Paul Sabatier

118, route de Narbonne

31062 Toulouse Cedex 9 France

Tél. : 33 (0)5 61 55 67 97

Fax : 33 (0)5 61 55 64 52

sec-ups@laplace.univ-tlse.fr